



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



~~See 2055.45~~



Harvard College

FROM

Botanical Labo

OF

HARVARD CO

~~FROM~~

HARVARD COL



SC



g der höheren Gewächse.

s Stammvegetationspunkte

set sein auf Grund eines A  
gischen Verhältnisse anzu  
früher beschriebenen Pflanz  
sorische Sprosse bilden, g

Eine gewisse Wahrschei  
aber auch nicht ausser A  
gänge zur axillären Verzw

Capitel beschriebenen Pfla  
dem laufenden Jahr eine  
hätigkeit aufweist, handelt  
g und Ausbildung von Int  
nd die Anlage der nächs  
schlingenden und klettern

Verhalten. Der terminal  
eutende diesbezügliche Z  
durch die Anlage seitlicher

*communis* L.

spen eben über die Erde g  
Derartige Knospen sind m  
ttet, als jene der Bäum  
ein ausgiebiges Längenwa  
em ist der Vegetationspuml  
ch hohen Kegels — noch  
ale Querzone streckt sich  
ald hier auftretenden neuer  
). Trotz der wenig ausg  
te man nicht gerade sag  
drängen. Noch weniger v  
e unter internodialer Streck  
austreten.

n anderer Stelle bemerkt wurde, R  
Anmerkungen p. 427 u. 429.



~~See 2085.45~~



Harvard College Library

FROM

Botanical Laboratory

OF

HARVARD COLLEGE,

~~FROM~~

HARVARD COLLEGE



SCIENCE CENTER  
LIBRARY











# JAHRBÜCHER

für

## wissenschaftliche Botanik.

---

Herausgegeben

von

**Dr. N. Pringsheim.**

---

**Fünfundzwanzigster Band.**

Mit 29 lithographirten Tafeln.

---

**Berlin, 1893.**

**Verlag von Gebrüder Borntraeger**

**Ed. Eggers.**





# **JAHRBÜCHER**

für

## **wissenschaftliche Botanik.**

---

Herausgegeben

von

**Dr. N. Pringsheim.**

---

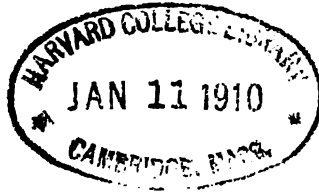
**Fünfundzwanzigster Band.**  
**Mit 29 lithographirten Tafeln.**

---

**Berlin, 1893.**  
**Verlag von Gebrüder Borntraeger**  
**Ed. Eggers.**

824 <sup>14</sup>/<sub>22</sub>

~~Sci 2085.45~~



Transferred from  
Botanical Laboratory



# Inhalt.

	Seite
<b>Anton Amm.</b> Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen. Mit Tafel I und II . . . . .	1
Erster Abschnitt. Fragestellung und historische Uebersicht . . . . .	1
Zweiter Abschnitt. Untersuchungsmethode . . . . .	11
Dritter Abschnitt. Resultate der Untersuchungen . . . . .	18
I. Welche Beziehungen bestehen zwischen der bei intramolekularer Athmung der Pflanzen producirtcn Kohlensäuremenge einerseits und der Höhe der Temperatur, welcher diese Pflanzen ausgesetzt sind, andererseits? . . . . .	18
II. In welchem Verhältnisse stehen die Kohlensäuremengen zu einander, welche eine Pflanzenspecies in verschiedenen Entwicklungsstadien bei normaler und intramolekularer Athmung abgiebt? . . . .	29
III. Wie gestaltet sich das Verhältniss der Kohlensäuremengen, welche verschiedene Organe einer Pflanzenspecies bei normaler und intramolekularer Athmung erzeugen? . . . . .	34
<b>Wilhelm Spatzier.</b> Ueber das Auftreten und die physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. Mit Tafel III . . . . .	39
Geschichtliches . . . . .	39
I. Die Methode zum Nachweis des Myrosins . . . . .	51
II. In welchen Pflanzen und Pflanzentheilen kommt Myrosin vor? .	54
III. Genauere Untersuchung der myrosinhaltigen Pflanzen . . . .	56
A. Die Myrosinschläuche der Cruciferen . . . . .	56
1. Die Myrosinschläuche in den vegetativen Organen . . .	56
a) Reactionen . . . . .	56
b) Die Myrosinschläuche der Cruciferen im natürlichen, unveränderten Zustande . . . . .	61
c) Physiologische Beobachtungen an den Myrosinschläuchen der Cruciferen . . . . .	61
2. Die Myrosinschläuche der Cruciferen-Samen . . . . .	65
a) Die Myrosinschläuche des Samens in unverändertem Zustande . . . . .	65
b) Das Verhalten der Myrosinkörner gegen Reagentien .	67
c) Physiologisches Verhalten der Myrosinkörner bei Quellung und Keimung . . . . .	68

	Seite
B. Die myrosinhaltenen Zellen der Resedaceen . . . . .	70
C. Das Myrosin im Samen von Viola . . . . .	71
D. Das Myrosin im Samen von Tropaeolum . . . . .	71
IV. Bedeutung des Myrosins im Leben der Pflanze . . . . .	72
Rückblick . . . . .	76
Erklärung der Abbildungen . . . . .	78
<b>Georg Kayser.</b> Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Mit Tafel IV—VII . . . . .	79
Einleitung . . . . .	79
Specieller Theil. A. Samen aus Anlagen mit nur einem Integument . . . . .	85
I. Umbelliferae . . . . .	85
Foeniculum capillaceum Gilib. . . . .	85
II. Convolvulaceae . . . . .	92
Ipomoea purpurea L. . . . .	92
Ipomoea sibirica Jacq. . . . .	108
B. Samen, welche aus Anlagen mit zwei Integumenten hervorgehen . . . . .	111
I. Onagraceae . . . . .	111
Oenothera biennis L. . . . .	111
II. Sapindaceae . . . . .	117
Aesculus Hippocastanum L. . . . .	117
III. Tropaeolaceae . . . . .	125
Tropaeolum majus L. . . . .	125
Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . .	141
Erklärung der Abbildungen . . . . .	146
<b>Hermann Vöchting.</b> Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Mit Tafel VIII—X . . . . .	149
I. Theil . . . . .	156
A. Zygomorphe Formen . . . . .	157
Mimulus Tilingi Rgl. . . . .	157
Linaria spuria Mill. . . . .	166
Linaria Elatine Mill. . . . .	170
Lamium . . . . .	171
Ajuga reptans L. . . . .	173
Lobelia Erinus L. . . . .	173
Veronica Buxbaumii Ten. . . . .	173
Viola odorata L. . . . .	174
Tropaeolum majus L. . . . .	177
Impatiens parviflora DC. . . . .	179
Lopezia coronata Andr. . . . .	180
B. Actinomorpe Formen . . . . .	180
Stellaria media Vill. . . . .	180
Malva vulgaris Fr. . . . .	182
Melandryum album Grcke. . . . .	183

	Seite
<i>Silene noctiflora</i> L. . . . .	184
<i>Petunia violacea</i> Lindl. form. . . . .	185
Rückblick und Schlussbetrachtung . . . . .	185
II. Theil . . . . .	190
Nachschrift . . . . .	203
Figuren-Erklärung . . . . .	205

### Heinrich Walliczek. Studien über die Membranschleime vegetativer Organe.

Mit Tafel XI—XIII . . . . .	209
Einleitung. Ueber das Vorkommen von Schleim im Pflanzenreich . . . . .	209
I. Allgemeines über Membranschleime . . . . .	217
II. Reactionen der Schleimmembran . . . . .	224
III. Präparations-Methoden . . . . .	226
IV. Die Schleimepidermen bei Blättern . . . . .	227
Erster Typus . . . . .	229
<i>Cornus mas</i> L. . . . .	229
<i>Quercus pedunculata</i> Ehrh. . . . .	230
<i>Acer pseudoplatanus</i> L. . . . .	230
<i>Malva vulgaris</i> L. . . . .	230
<i>Althaea officinalis</i> L. . . . .	230
<i>Althaea rosea</i> Cav. . . . .	231
Zweiter Typus . . . . .	231
<i>Tilia grandifolia</i> Ehrh. . . . .	231
Cassia-Arten . . . . .	234
<i>Cassia angustifolia</i> Vahl. (Fol. <i>sennae</i> Tinnevely) . . . . .	234
<i>Cassia lenitiva</i> Bisch. . . . .	235
<i>Cassia obovata</i> Collad. . . . .	235
<i>Alnus glutinosa</i> Gaertner . . . . .	236
<i>Corylus Avellana</i> L. . . . .	236
<i>Arbutus Unedo</i> . . . . .	237
Dritter Typus . . . . .	238
<i>Salix alba</i> L. . . . .	238
Vierter Typus . . . . .	239
<i>Barosma vulgaris</i> . . . . .	239
<i>Barosma betulina</i> . . . . .	242
<i>Barosma crenata</i> . . . . .	243
<i>Barosma crenulata</i> . . . . .	244
<i>Barosma serratifolia</i> . . . . .	244
V. Zellen mit Schleimmembranen innerhalb des Gewebes vegetativer Organe . . . . .	246
<i>Tilia grandifolia</i> Ehrh. . . . .	247
Verbreitung der Schleimzellen, ihre Anzahl und Grösse . . . . .	252
<i>Tilia parvifolia</i> Ehrh., <i>T. americana</i> , <i>T. argentea</i> . . . . .	253
<i>Sparmannia africana</i> . . . . .	253
<i>Hibiscus syriacus</i> . . . . .	254
<i>Theobroma cacao</i> L. . . . .	254



	Seite
<i>Althaea officinalis</i> L. . . . .	255
<i>Althaea rosea</i> Cav. . . . .	260
<i>Althaea taurinensis</i> . . . . .	260
<i>Rhamnus Frangula</i> L. . . . .	260
Cacteen . . . . .	262
<i>Epiphyllum fruncatum</i> Haw. . . . .	262
<i>Epiphyllum speciosum</i> . . . . .	265
<i>Epiphyllum Russellianum</i> Hook. . . . .	265
<i>Cereus grandiflorus</i> Haw. . . . .	265
<i>Echinopsis Eyriesii</i> Zucc. . . . .	266
<i>Echinops multiplex</i> . . . . .	266
<i>Mammillaria densa</i> . . . . .	266
<i>Opuntia Tuna</i> . . . . .	267
VI. Physiologische Bedeutung der Pflanzenschleime im Allgemeinen und der Membranschleime im Besonderen . . . . .	269
Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse . . . . .	274
Figuren-Erklärung . . . . .	276
Dr. H. Klebahn. Zur Kritik einiger Algengattungen. Mit Tafel XIV . . . . .	278
<i>Aphanochaete repens</i> . . . . .	279
<i>Chaetosphaeridium globosum</i> und <i>Pringsheimii</i> . . . . .	295
<i>Nordstedtia globosa</i> . . . . .	307
<i>Dicoleon Nordstedtii</i> . . . . .	307
<i>Conochaete polytricha</i> . . . . .	310
<i>Conochaete comosa</i> . . . . .	316
Zweifelhafte Arten . . . . .	317
<i>Aphanochaete vermiculoides</i> Wolle . . . . .	317
<i>Herposteiron polychaete</i> . . . . .	318
<i>Herposteiron globiferum</i> . . . . .	318
<i>Herposteiron hyalothecae</i> Hansgirg . . . . .	319
Nachträgliche Zusätze . . . . .	319
Erklärung der Abbildungen . . . . .	320
S. Schwendener und G. Krabbe. Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe . . . . .	323
Einleitung . . . . .	323
Eigene Untersuchungen . . . . .	335
I. Beispiele, die eine Vertheilung des Längenwachstums über eine verhältnissmässig lange Zone zeigen . . . . .	336
a) Internodien des Hopfens . . . . .	338
b) Blattstiele und Sprossinternodien von <i>Aconitum Lycoctonum</i> . . . . .	343
c) Blattstiele von <i>Peucedanum officinale</i> und <i>Alchemilla vul-</i> <i>garis</i> . — Blütenstiele von <i>Actaea spicata</i> und <i>Aquilegia</i> <i>vulgaris</i> . . . . .	348
II. Localisirung des Längenwachstums auf eine kurze Zone . . . . .	352
III. Schluss . . . . .	360

<b>A. Tschireh.</b> Ueber die Bildung von Harzen und ätherischen Oelen im Pflanzenkörper . . . . .	370
<b>Ludwig Koch.</b> Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Mit Tafel XV—XXII . . . . .	380
Eigene Untersuchungen . . . . .	385
I. Bäume und Sträucher . . . . .	385
1. <i>Syringa vulgaris</i> L. . . . .	385
2. <i>Viburnum Opulus</i> L. . . . .	409
3. <i>Berberis vulgaris</i> L. . . . .	410
4. <i>Acer Pseudoplatanus</i> L. . . . .	416
5. <i>Philadelphus Gordonianus</i> Lindl. . . . .	419
6. <i>Sambucus nigra</i> L. . . . .	422
7. <i>Punica Granatum</i> L. . . . .	424
8. <i>Rhus Cotinus</i> L. . . . .	424
9. <i>Prunus Persica</i> Jess. . . . .	426
10. <i>Ficus Carica</i> L. . . . .	427
11. <i>Calycanthus floridus</i> L. . . . .	427
12. <i>Fuchsia hybrida</i> . . . . .	430
13. <i>Robinia glitnosa</i> Curt. . . . .	431
II. Schlingende und kletternde Pflanzen . . . . .	438
1. <i>Aristolochia Sipho</i> L'Hérit . . . . .	438
2. <i>Tamus communis</i> L. . . . .	443
3. <i>Smilax rotundifolia</i> L. . . . .	444
4. <i>Calystegia sepium</i> R. Br. . . . .	445
5. <i>Clematis Vitalba</i> L. . . . .	447
6. <i>Lonicera Periclymenum</i> L. . . . .	447
7. <i>Humulus Lupulus</i> L. . . . .	448
8. <i>Pharbitis hispida</i> Choix. . . . .	448
III. Die Stauden . . . . .	450
1. <i>Phlox paniculata</i> L. . . . .	450
2. <i>Rubia tinctorum</i> L. . . . .	451
3. <i>Lysimachia ciliata</i> L. . . . .	451
4. <i>Lilium camtschaticense</i> L. . . . .	452
5. <i>Dianthus chinensis</i> L. . . . .	453
IV. Einjährige Pflanzen . . . . .	454
1. <i>Tinantia fugax</i> Scheidw. var. <i>erecta</i> Doum. . . . .	454
2. <i>Nicotiana rustica</i> L. . . . .	454
3. <i>Zinnia elegans</i> Jacq. . . . .	455
4. <i>Silene noctiflora</i> L. . . . .	455
5. <i>Linum usitatissimum</i> L. . . . .	455
6. <i>Cannabis sativa</i> L. . . . .	456
7. <i>Impatiens Balsamina</i> L. . . . .	457
V. Wasserpflanzen . . . . .	461
1. <i>Hippuris vulgaris</i> L. . . . .	461
2. <i>Myriophyllum proserpinacoides</i> Gill. . . . .	461

	Seite
3. <i>Potamogeton crispus</i> L. . . . .	462
4. <i>Ranunculus aquatilis</i> L. . . . .	463
Zusammenfassung . . . . .	465
Erklärung der Abbildungen . . . . .	481
<b>Dr. E. Giltay.</b> Ueber den directen Einfluss des Pollens auf Frucht- und Samenbildung. Mit Tafel XXIII . . . . .	489
<b>E. Palla.</b> Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts. Mit Tafel XXIV und XXV . . . . .	511
I. Abschnitt . . . . .	511
II. Abschnitt . . . . .	518
<i>Gloeotrichia Pisum</i> . . . . .	519
<i>Tolypothrix lanata</i> . . . . .	540
<i>Sphaerozyga oscillarioides</i> . . . . .	544
<i>Anabaena Azollae</i> . . . . .	546
<i>Nostoc humifusum</i> . . . . .	546
<i>Oscillaria</i> . . . . .	547
<i>Lyngbya papyrina</i> . . . . .	552
<i>Chroococcus turgidus</i> . . . . .	552
<i>Gloeocapsa</i> sp. . . . .	553
Gonidien von <i>Peltigera canina</i> . . . . .	553
III. Abschnitt . . . . .	553
Figuren-Erklärung . . . . .	560
<b>Ernst Ziegenbein.</b> Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen sowie anderer Pflanzen. Mit Tafel XXVI . . . . .	563
I. Macht sich ein Eiweisszerfall im Protoplasma der Pflanze bei Ausschluss des freien atmosphärischen Sauerstoffs geltend? . . . . .	564
Stickstoffgehalt von <i>Lupinus luteus</i> . . . . .	571
II. Welchen Einfluss üben die Beleuchtungsverhältnisse auf den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen aus? . . . . .	572
1. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf das Wachsthum der Triebe keimender Kartoffelknollen . . . . .	572
2. Der Trockensubstanzgehalt gekeimter Kartoffelknollen . . . . .	575
1. In trockener Luft gekeimte Kartoffeln . . . . .	575
2. In feuchter Luft gekeimte Kartoffeln . . . . .	576
3. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Athmung keimender Kartoffelknollen . . . . .	577
4. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Zuckerbildung in keimenden Kartoffelknollen . . . . .	582
Zuckergehalt ruhender Kartoffelknollen . . . . .	584
Zuckergehalt gekeimter Kartoffelknollen . . . . .	585
5. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Diastasebildung in keimenden Kartoffelknollen . . . . .	585
6. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf den Eiweisumsatz in keimenden Kartoffelknollen . . . . .	587

	Seite
7. Zusammenstellung der Resultate . . . . .	588
8. Schlussfolgerungen . . . . .	589
III. Bei welchen Wärmegraden ist das Temperaturoptimum und Temperaturmaximum für die normale Athmung verschiedener Pflanzentheile zu suchen? . . . . .	592
Versuche mit Kartoffeln . . . . .	594
Versuche mit <i>Vicia Faba</i> . . . . .	595
Versuche mit <i>Taraxacum officinale</i> . . . . .	596
Versuche mit <i>Abies excelsa</i> . . . . .	597
IV. Vermögen Pflanzen noch bei Temperaturen unter 0° C. zu athmen? . . . . .	599
Versuche mit <i>Lupinus luteus</i> . . . . .	600
Versuche mit <i>Triticum vulgare</i> . . . . .	601
V. Welchen Einfluss üben Temperaturschwankungen auf die normale Athmung der Pflanzen aus? . . . . .	602
Versuche mit <i>Vicia Faba</i> . . . . .	604
a) Versuche mit <i>Lupinus luteus</i> . . . . .	605
b) Versuche mit <i>Lupinus luteus</i> . . . . .	605
Dr. Julius Müller. Zur Kenntniss des Runzelschorfes und der ihm ähnlichen Pilze. Mit Tafel XXVII—XXIX . . . . .	607
A. Die Schorfbildungen auf <i>Acer</i> -Arten . . . . .	610
a) Der Ahorn-Runzelschorf. <i>Rhytisma acerinum</i> Pers. . . . .	610
b) Der falsche Runzelschorf. <i>Discomycopsis rhytismoides</i> n.g. et n.sp. . . . .	615
B. Die Schorfbildungen auf <i>Salix</i> -Arten . . . . .	618
a) Der Weidenrunzelschorf. <i>Rhytisma salicinum</i> (Pers.) Rehm . . . . .	618
b) Der Runzelschorf der Purpurweide. <i>Rhytisma symmetricum</i> n. sp. . . . .	620
C. Die Schorfbildung auf <i>Onobrychis sativa</i> und <i>Lathyrus tuberosus</i> . . . . .	623
Der Doppelschorf. <i>Diachora Onobrychidis</i> (DC.) n. g. . . . .	623
Erklärung der Abbildungen . . . . .	626



## Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

---

	Seite
<b>Anton Amm.</b> Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen. Mit Tafel I und II . . . . .	1
<b>Dr. E. Giltay.</b> Ueber den directen Einfluss des Pollens auf Frucht- und Samenbildung. Mit Tafel XXIII . . . . .	489
<b>Georg Kayser.</b> Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Mit Tafel IV—VII . . . . .	79
<b>Dr. H. Klebahn.</b> Zur Kritik einiger Algengattungen. Mit Tafel XIV . . . . .	278
<b>Ludwig Koch.</b> Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Mit Tafel XV—XXII . . . . .	380
<b>Dr. Julius Müller.</b> Zur Kenntniss des Ranzelschorfes und der ihm ähnlichen Pilze. Mit Tafel XXVII—XXIX . . . . .	607
<b>E. Palla.</b> Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts. Mit Tafel XXIV und XXV . . . . .	511
<b>S. Schwendener und G. Krabbe.</b> Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe . . . . .	323
<b>Wilhelm Spatzier.</b> Ueber das Auftreten und die physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. Mit Tafel III . . . . .	39
<b>A. Tschirch.</b> Ueber die Bildung von Harzen und ätherischen Oelen im Pflanzenkörper . . . . .	370
<b>Hermann Vöchting.</b> Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Mit Tafel VIII—X . . . . .	149
<b>Heinrich Walliczek.</b> Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Mit Tafel XI—XIII . . . . .	209
<b>Ernst Ziegenbein.</b> Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen sowie anderer Pflanzen. Mit Tafel XXVI . . . . .	563

---



lütchen.

Vergl. S. 481.

nder Gewächse.  
stauden und einjährigen

nbildung. Vergl. S. 489.  
s. Vergl. S. 560.  
m Thur.  
ata Kirch.





## Verzeichniss der Tafeln.

---

- Tafel I. Apparat zur Bestimmung der intramolecularen Athmung der Pflanze.  
Vergl. S. 11.
- Tafel II. Vergleichskurven zwischen normaler und intramolecularer Athmung.  
Vergl. S. 26.
- Tafel III. Auftreten des Myrosins in der Pflanze. Vergl. S. 78.
- Tafel IV—VII. Zur Entwicklung der Samen. Vergl. S. 146.
- Tafel IV. Fig. 1—3. *Foeniculum capillaceum* Gilib.  
            Fig. 4—15. *Ipomoea purpurea* L.
- Tafel V. Fig. 1—4. *Ipomoea purpurea* L.  
            Fig. 5. *Ipomoea sibirica* Jacq.  
            Fig. 6—8. *Oenothera biennis* L.
- Tafel VI. *Aesculus Hippocastanum* L.
- Tafel VII. *Tropaeolum majus* L.
- Tafel VIII—X. Einfluss des Lichts auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen.  
Vergl. S. 205.
- Tafel XI—XIII. Membranschleime vegetativer Organe. Vergl. S. 276.
- Tafel XIV. Zu einigen Algengattungen. Vergl. S. 320.
- Fig. 1—4. *Aphanochaete repens* A. Braun.  
    Fig. 5. *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.).  
    Fig. 6—10. *Forma incrassata*.  
    Fig. 11. *Chaetosphaeridium Pringsheimii* Kleb.  
    Fig. 12—14. *Dicolen Nordstedtii* n. gen. et n. sp.  
    Fig. 15—16. *Conochaete polytricha* (Nordst.).  
    Fig. 17 u. 18. *Conochaete comosa* n. sp.
- Tafel XV—XXII. Vegetative Verzweigung höherer Gewächse. Vergl. S. 481.
- Tafel XV—XVII. *Syringa vulgaris* L.
- Tafel XVIII. *Berberis vulgaris* L.
- Tafel XIX. Skizzen von Sprossspitzen.
- Tafel XX. *Robinia glutinosa* Curt.
- Tafel XXI. Sprossspitzen schlingender und kletternder Gewächse.
- Tafel XXII. Sprossspitzen von Wasserpflanzen, Stauden und einjährigen Gewächsen.
- Tafel XXIII. Einfluss des Pollens auf Frucht- und Samenbildung. Vergl. S. 489.
- Tafel XXIV u. XXV. Bau des Cyanophyceen-Protoplasts. Vergl. S. 560.
- Tafel XXIV. Fig. 1—16. *Gloeotrichia Pisum* Thur.  
            Fig. 17—22. *Tolypothrix lanata* Kirch.

- Tafel XXV. Fig. 23. *Sphaerozyga oscillarioides* Kg.  
Fig. 24. *Anabaena Azollae*.  
Fig. 25—29. *Nostoc humifusum* Carm.  
Fig. 30—35. *Oscillaria Frölichii* Kg.  
Fig. 36—38. *Oscillaria leptotricha* Kg.  
Fig. 39—41. *Lyngbya papyrina* Kirch.  
Fig. 42 u. 43. *Chroococcus turgidus* Naeg.  
Fig. 44 u. 45. *Gloeocapsa* sp.
- Tafel XXVI. Apparat zur Bestimmung des Stoffwechsels und der Athmung. Vergl. S. 563.
- Tafel XXVII—XXIX. Bunzelschorfe. Vergl. S. 626.
- Tafel XXVII. *Discomycopsis rhytismoides*.  
Tafel XXVIII. Fig. 1—5. *Rhytisma salicinum*.  
Fig. 6—9. *Rhytisma symmetricum*.  
Tafel XXIX. Fig. 1—6. *Diachora Onobrychidis*.  
Fig. 7—9. *Rhytisma acerinum*.  
Fig. 10. *Discomycopsis rhytismoides*.
-

*Bot. Lab.  
m.g.*

HERYARD  
UNIVERSITY  
LIBRARY

**JAHRBÜCHER**  
für  
**wissenschaftliche Botanik.**

Herausgegeben  
von  
**Dr. N. Pringsheim.**

**Fünfundzwanzigster Band. Erstes Heft.**  
Mit 7 lithographirten Tafeln.

**Berlin, 1893.**  
**Verlag von Gebrüder Borntraeger**  
Ed. Eggers.



# **Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen.**

Von

**Anton Amm** aus Giessübel, S.-Meiningen.

Mit Tafel I und II.

---

## **Erster Abschnitt.**

### **Fragestellung und historische Uebersicht.**

Durch die vorliegenden, im landwirthschaftlich-physiologischen Laboratorium der Universität Jena durchgeführten Untersuchungen ist die Beantwortung der folgenden Fragen angestrebt worden:

I. Welche Beziehungen bestehen zwischen der bei intramolekularer Athmung der Pflanzen producirten Kohlensäuremenge einerseits und der Höhe der Temperatur, welcher diese Pflanzen ausgesetzt sind, andererseits?

II. In welchem Verhältnisse stehen die Kohlensäuremengen zu einander, welche eine Pflanzenspecies in verschiedenen Entwicklungsstadien bei normaler und intramolekularer Athmung abgiebt?

III. Wie gestaltet sich das Verhältniss der Kohlensäuremengen, welche verschiedene Organe einer Pflanzenspecies bei normaler und intramolekularer Athmung erzeugen?

Die Gesichtspunkte, welche für diese Fragestellungen massgebend gewesen sind, sollen im dritten Abschnitte unter I, II und III dargelegt werden.

Ueber die intramolekulare Athmung der Pflanzen sind in neuerer Zeit ziemlich zahlreiche Untersuchungen angestellt worden, und es dürfte sich daher empfehlen, die Resultate dieser Arbeiten, soweit sie sich auf die höheren Gewächse beziehen, hier in aller Kürze anzuführen.

Um aber dabei eine bessere Orientirung zu erzielen und unnöthige Wiederholungen zu vermeiden, scheint es uns zweckmässig, das historische Material nicht nach chronologischen, sondern nach anderweitigen Gesichtspunkten zu ordnen.

1. Gasförmige Producte der intramolekularen Athmung. Bekanntlich wird die intramolekulare Athmung der normalen gegenüber als derjenige Vorgang charakterisirt, bei welchem die Kohlensäurebildung auch nach Anschluss des freien atmosphärischen Sauerstoffs in Folge von im Innern des Protoplasmas vor sich gehenden molekularen Umlagerungen stattfindet.

Dieses Phänomen wurde bereits am Ende des vorigen Jahrhunderts zufällig von Rollo<sup>1)</sup> entdeckt. Derselbe beobachtete nämlich, als er gequollene Gerste unter einer mittelst Quecksilber abgesperrten, mit Wasser- oder Stickstoff angefüllten Glasglocke brachte, eine lebhafte Kohlensäureproduction, in Folge dessen sich auch das Volumen des Gasgemisches unter der Glocke vergrösserte.

Dieselbe Erfahrung machten auch später Saussure<sup>2)</sup> und Bérard<sup>3)</sup>.

Der letztgenannte Forscher experimentirte hauptsächlich mit Früchten, die er entweder in das Vacuum oder in eine Wasserstoff- resp. Stickstoffatmosphäre einführte; er kam immer zu dem Resultate, dass die Früchte in diesen Medien eine gewisse Menge Kohlensäure aushauchen, die am ersten Tag am grössten ist, mit jedem folgenden Tage kleiner wird und schliesslich nach drei oder vier Tagen gänzlich verschwindet.

Diese für die Physiologie des Athmungsprocesses so bedeutungsvollen Erscheinungen waren bereits in Vergessenheit gerathen, als man vor ungefähr 20 Jahren anfang, die mit der intramolekularen

---

1) Rollo, *Annales de chimie*, 1798, Bd. 25, S. 43.

2) Saussure, *Recherches chimiques*, deutsch von Voigt, Leipzig 1805, S. 185, 192 und 193.

3) Bérard, *Annales de chimie et de physique*, 1821, T. XVI, p. 174.

Athmung im Zusammenhange stehenden Verhältnisse genauer zu studiren.

Die Fortdauer der Kohlensäurebildung bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs ist seitdem von sämtlichen Forschern, die nach dieser Richtung hin Untersuchungen ausführten, constatirt worden.

Während nach Wortmann<sup>1)</sup> nur Kohlensäure als einziges gasförmiges Product der intramolekularen Athmung auftreten soll, wollen Lechartier und Bellamy<sup>2)</sup> auch Stickstoff unter den entweichenden Gasen bemerkt haben.

Letztere Beobachtung wird durch die von Dehérain und Landrin<sup>3)</sup>, sowie von de Luca<sup>4)</sup> angestellten Versuche ausser allen Zweifel gestellt.

Die genannten Autoren konnten übrigens auch die Entwicklung von Wasserstoff bei ihren Experimenten wahrnehmen; indessen scheint nach de Luca die Production dieses Gases an die Anwesenheit von Mannit geknüpft zu sein.

2. Auf die Alkoholbildung, die sich stets bei der intramolekularen Athmung höherer Gewächse einstellt, haben schon vor langer Zeit Dumont<sup>5)</sup> und Döbereiner<sup>6)</sup> hingewiesen; beide Forscher fanden stets beträchtliche Mengen von gebildetem Alkohol vor, als sie verschiedene Obstsorten längere Zeit bei Luftabschluss mit einer Kohlensäure-Atmosphäre in Berührung brachten.

Diese Thatsache wurde später durch wiederholte, sehr exact ausgeführte Experimente von Lechartier und Bellamy<sup>7)</sup> sicher begründet; namentlich stellten diese Autoren auch unzweifelhaft fest, dass die Production von Kohlensäure und Alkohol, wie sie bei der intramolekularen Athmung der Zellen höherer Gewächse zu Tage tritt, ohne jegliche Mitwirkung irgend eines Fermentes stattfindet.

1) Wortmann, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, S. 500—520.

2) Lechartier et Bellamy, Comptes rendus, 1869, T. 69, p. 356—359.

3) Dehérain et Landrin, Comptes rendus, T. 78, p. 1489.

4) de Luca, Annales des sciences naturelles, VI. série, T. VI, p. 299 und 300.

5) Dumont, Trommsdorff — „Neues Journal d. Pharmacie“, Leipzig 1819, Bd. 3, S. 563—566.

6) Döbereiner, Gilbert — „Annalen d. Physik“, Leipzig 1822, Bd. 72, S. 430, 431.

7) Lechartier et Bellamy, Comptes rendus, T. 69, p. 466; T. 75, p. 1204; T. 79, p. 1009.



Pasteur<sup>1)</sup>, der zu demselben Resultate gelangte, brachte das Verhalten der Zellen höherer Pflanzen bei Sauerstoffabschluss mit der Alkoholgährung in Beziehung und präcisirte hierüber seine Anschauungen folgendermassen:

„Cette formation de l'alcool est due à ce que la vie chimique et physique des cellules du fruit se continue dans des conditions nouvelles, semblables à celles des cellules des ferments.“

Was schliesslich die Menge des gebildeten Alkohols betrifft, so ist dieselbe nach den Erfahrungen Brefeld's<sup>2)</sup>, der mit den verschiedensten Pflanzentheilen bis zum Dauerholze hin experimentirte, sehr variabel.

Müntz<sup>3)</sup> konnte bei seinen mit ganzen Pflanzen im Stickstoff ausgeführten Untersuchungen Alkoholmengen constatiren, die oft  $\frac{2}{1000}$  des Gesamtgewichtes der Pflanze erreichten, während die in der Luft aufbewahrten Controlpflanzen keine Spur von Alkohol in ihrem Gewebe zeigten.

3. Bezüglich des Auftretens von organischen Säuren, insbesondere von Essigsäure, während der intramolekularen Athmung liegen Angaben von Lechartier und Bellamy<sup>4)</sup>, Brefeld<sup>5)</sup> und de Luca<sup>6)</sup> vor.

Manche organische Säuren, z. B. diejenigen der Crassulaceen, scheinen indessen gar nicht bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs oder doch nur in geringerer Menge als bei Sauerstoffzutritt zu entstehen<sup>7)</sup>.

4. Die Frage nach der Grösse der bei intramolekularer Athmung der Pflanzen frei werdenden Wärme ist von Eriksson<sup>8)</sup> eingehender behandelt worden.

Wie aus den bezüglichen Untersuchungen hervorgeht, ist im Vergleich zur normalen mit der intramolekularen Athmung höher

1) Pasteur, Comptes rendus, T. 75, p. 1055 und 1056.

2) Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 5, S. 327.

3) Müntz, Annales de chimie et de physique, V. série, T. XIII, p. 558.

4) Lechartier et Bellamy, Comptes rendus, 1869, T. 69, p. 466.

5) Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 5, S. 329.

6) de Luca, Annales des sciences naturelles, VI. série, T. VI, p. 301.

7) G. Kraus, Sonderabdruck aus den Abhandl. d. naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. XVI, Wasservertheilung IV, S. 54.

8) Eriksson, Untersuchungen aus dem botan. Institute zu Tübingen, Bd. 1, S. 119.

organisierter Gewächse nur eine minimale Erwärmung verbunden, die jedoch bei Keimlingen noch am 2.—7. Versuchstage verfolgt werden konnte.

Erst nach dieser Zeit hörte mit der Schwächung der intramolekularen Athmung die Temperaturerhöhung vollständig auf, ohne dass damit das Leben schon ganz erloschen war.

Auf die geringe Eigenwärme der Pflanzen bei intramolekularer Athmung sind auch die Mittheilungen Kraus<sup>1)</sup> über die Wirkung von Kohlensäure und Wasserstoff auf die warme Keule von *Arum italicum* zurückzuführen. In diesen Gasen tritt nach Kraus sehr schnell, schon nach einer Minute, eine Erkaltung der Arumkeule ein, während bei erneutem Luftzutritt die Temperatur alsbald wieder steigt.

5. Die Abhängigkeit der intramolekularen Athmung von der Temperatur war bis jetzt noch nicht näher experimentell verfolgt worden.

Es sind nach dieser Richtung hin nur einige spärliche, aber übereinstimmende Beobachtungen von Lechartier und Bellamy<sup>2)</sup>, ferner von Böhm<sup>3)</sup>, sowie von Moissan<sup>4)</sup> bekannt, aus denen im allgemeinen eine Zunahme der Kohlensäureproduction mit steigender Temperatur zu entnehmen ist.

Indessen wird der nähere Verlauf der intramolekularen Athmungskurve erst durch unsere Untersuchungen, auf deren Resultate wir hier einstweilen verweisen, festgestellt werden.

6. Eine merkliche Beeinflussung der intramolekularen Athmung durch das Licht konnte Wilson<sup>5)</sup> bei seinen Versuchen mit chlorophyllfreien Pflanzen nicht constatiren.

Zu demselben Resultate waren schon früher Lechartier und Bellamy<sup>6)</sup> gekommen.

---

1) Kraus, Abhandlungen der naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. XVI, Heft 3, S. 317.

2) Lechartier et Bellamy, Comptes rendus, 1869, T. 69, p. 356—359.

3) Böhm, Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften, Wien, Bd. 67, Abth. 1, S. 219—251.

4) Moissan, Annales d. sciences naturelles, Botanique, VI. série, T. VII, p. 333.

5) Wilson, Flora 1882, S. 96.

6) Lechartier et Bellamy, Comptes rendus, 1869, T. 69, p. 356—359.

Entgegen diesen Angaben soll nach Bonnier und Mangin<sup>1)</sup> das Licht vermindernd auf die Athmungsintensität überhaupt einwirken.

Das empirische Beweismaterial ist jedoch zur Zeit noch nicht ausreichend genug, um eine allgemeine Entscheidung in dieser Frage zu treffen.

7. Beginn der intramolekularen Athmung bei vermindertem Sauerstoffgehalt der Luft.

Saussure<sup>2)</sup> hat zuerst beobachtet, dass der Sauerstoffgehalt der umgebenden Luft bis auf die Hälfte sinken kann, ohne dass dadurch eine Aenderung der Athmungsintensität bewirkt wird.

Versuche, die Wilson<sup>3)</sup> mit Keimlingen von *Helianthus annuus* anstellte, liessen bei einem Gasgemenge von vier Theilen Wasserstoff und einem Theil Luft noch deutlich normale Athmung erkennen; dagegen trat die intramolekulare Athmung in Thätigkeit, als der genannte Forscher ein Gemisch aus  $\frac{19}{20}$  Wasserstoff und  $\frac{1}{20}$  Luft herstellte.

In jüngster Zeit ist die Athmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung von Stich<sup>4)</sup> eingehender studirt worden; derselbe fand als Resultat sehr zahlreicher Experimente, dass der Respirationsquotient  $\left(\frac{C O_2}{O}\right)$  bis zu einer gewissen Grenze von dem herabgedrückten Sauerstoffgehalt unabhängig ist, dass aber bei einem Luftgemisch von 3—4 % Sauerstoff die intramolekulare Athmung neben der normalen auftritt und in Folge dessen das Verhältniss  $\frac{C O_2}{O}$  zu Gunsten der Kohlensäure verändert wird — eine Thatsache, auf die übrigens schon Godlewski<sup>5)</sup> aufmerksam gemacht hat.

8. Die ersten vergleichenden Versuche über die bei normaler und intramolekularer Athmung einer Pflanzenspecies gebildete Kohlensäure wurden von Wortmann<sup>6)</sup> während des Winters 1879 im botanischen Institute zu Würzburg und

1) Bonnier et Mangin, *Annales d. sciences nat. Bot.*, série VII, T. II, p. 378.

2) Saussure, *Mémoire d. l. soc. d. physique de Genève* 1833, Bd. 6, p. 552.

3) Wilson, *Untersuchungen aus dem botan. Institut z. Tübingen*, Bd. 1, S. 655.

4) Stich, *Flora*, 1891, S. 1—14 und S. 25—37.

5) Godlewski, *Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik*, Bd. 13, S. 542 und 543.

6) Wortmann, *Arbeiten des botan. Instituts z. Würzburg*, Bd. II, S. 500—520.

zwar, wie es scheint, nur mit den Keimlingen von *Vicia faba* angestellt.

Wortmann gelangte dabei zu dem überraschenden Resultate, dass die in der ersten Zeit nach Sauerstoffausschluss gebildete Kohlensäuremenge vollständig der durch normale Athmung erzeugten gleich sei.

Wenn auch die Richtigkeit dieser experimentellen Ergebnisse in Bezug auf *Vicia faba* durch die späteren Untersuchungen von Wilson, Möller und Stich vollkommen bestätigt worden ist, so war doch das von Wortmann hieraus abgeleitete Gesetz, dass nämlich kein erheblicher Unterschied in der durch normale resp. intramolekulare Athmung producirten Kohlensäuremenge bestehen soll, eine zu kühne Verallgemeinerung.

Denn die von Wilson<sup>1)</sup> und Möller<sup>2)</sup> mit grosser Genauigkeit und Sorgfalt ausgeführten zahlreichen Experimente haben übereinstimmend ergeben, dass durch normale Athmung in der Regel eine grössere Kohlensäuremenge ausgeschieden wird als durch intramolekulare Athmung; mit dieser Thatsache stehen die Beobachtungen Borodin's<sup>3)</sup>, sowie auch Stich's<sup>4)</sup> und unsere Ergebnisse im Einklang.

Bis jetzt konnte ausser für die bereits erwähnten Keimlinge von *Vicia faba* nur in sehr vereinzelten Fällen annähernde Gleichheit constatirt werden, so für Keimlinge von *Ricinus communis* (Möller, l. c., p. 317), ferner für diejenigen von *Lupinus albus*, sowie für Früchte von *Jasminum fruticans* und *Sambucus nigra* (Stich, l. c., p. 26, 27 und 32).

Bezeichnen wir die durch intramolekulare Athmung producirta Kohlensäuremenge mit J, die durch normale Athmung gebildete mit N, so liegt bei den Versuchen Wilson's<sup>5)</sup> der Quotient  $\frac{J}{N}$  für Keimpflanzen zwischen 0,177 (*Sinapis alba*) und 1 (*Vicia faba*), für

---

1) Wilson, Untersuchungen aus dem bot. Institut z. Tübingen, Bd. 1, S. 645—656.

2) Möller, Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft, Bd. II, S. 313—318.

3) Borodin, „Botan. Jahresbericht“ 1875, S. 880 und „Botan. Zeitung“ 1881, S. 127.

4) Stich, Flora 1891, S. 22—25. Vergl. auch „Untersuchungen aus dem bot. Institut z. Tübingen“, Bd. 2, S. 104.

5) Wilson, l. c., p. 656.

anderweitige Pflanzen bezw. Pflanzentheile zwischen 0,077 (*Abies excelsa*) und 0,816 (*Ligustrum vulgare*).

Erwähnt sei schliesslich noch, dass Möller<sup>1)</sup> für stärkeführende (*Polygonum Fagopyrum*) und ölhaltige (*Helianthus annuus*) Keimpflanzen in mehreren Versuchen für  $\frac{J}{N}$  immer denselben Werth ( $\frac{1}{4}$ ) erhielt.

9. Die Frage nach dem Verhältnisse der intramolekularen Athmung zur normalen für verschiedene Entwicklungsstadien einer Pflanzenspecies ist erst durch unsere Untersuchungen, sowie durch diejenigen Stich's<sup>2)</sup> ihrer Lösung näher gebracht worden.

Wir werden auf diesen Gegenstand später ausführlicher zurückkommen und bemerken nur noch, dass bereits der experimentelle Theil unserer Arbeit zum Abschluss gebracht worden war, als Stich seine Resultate, die im Allgemeinen mit den unserigen übereinstimmen, veröffentlichte.

#### 10. Specifische Athmungsenergie.

Nach den Erfahrungen Böhm's<sup>3)</sup> soll sowohl der in der normalen Athmung verbrauchte Sauerstoff, als auch die während der intramolekularen Athmung gebildete Kohlensäuremenge bei Wasserpflanzen geringer sein als bei Landpflanzen unter sonst gleichen Bedingungen, und Böhm schliesst hieraus, dass sich bezüglich der Intensität der „Respiration“ die Wasserpflanzen zu den Landpflanzen ähnlich verhalten wie die Kiemenathmer zu den warmblütigen Thieren.

Unserer Ansicht nach ist die wenigstens von Böhm beobachtete geringere Athmungsthätigkeit der Wasserpflanzen nicht als eine specifische Eigenschaft derselben anzusprechen, sondern auf die abnormen Verhältnisse, unter denen sich diese Gewächse während der Versuchszeit befanden, zurückzuführen, vor allem auf den Aufenthalt in luftförmigen Medien. Was die Untersuchungen Böhm's<sup>4)</sup> über die „Respiration der Kartoffel“ betrifft, so interessirt uns hier nur die Mittheilung, dass süsse Kartoffeln eine viel intensivere

1) Möller, l. c., p. 313 und 314.

2) Stich, Flora 1891, S. 22—25 und S. 9 u. 10.

3) Böhm, Sitzungsberichte der k. Akademie d. Wissenschaften, Wien, Bd. 67, Abth. 1, S. 219—251 und Bd. 71, Abth. 1, S. 694—701.

4) Böhm, Botanische Zeitung 1887, S. 671—675 und 681—692.

intramolekulare Athmung unterhalten sollen als nicht süsse. Bemerkt sei noch, dass die Versuche Stich's<sup>1)</sup> über die intramolekulare Athmungsgrösse verletzter Pflanzentheile zu keinem entscheidenden Resultat geführt haben.

11. Die intramolekulare Athmung ist kein pathologischer Zustand der Pflanze, sondern eine Function des lebenden Organismus.

Auf die Thatsache, dass die Kohlensäureausscheidung in einer sauerstofffreien Atmosphäre erst mit dem Tode aller Zellen einer Pflanze erlischt, haben schon Dehérain und Moissan<sup>2)</sup>, ferner Böhm<sup>3)</sup>, sowie auch Lechartier und Bellamy<sup>4)</sup> hingewiesen.

Die beiden letzteren Forscher äusserten sich z. B. folgendermassen:

„L'instant où cesse la production de l'acide carbonique est aussi celui où s'éteint dans leurs cellules toute vitalité.“

Später hat Wortmann<sup>5)</sup> durch directe Versuche constatiren können, dass getödtete Pflanzen, vorausgesetzt, dass sie frei von Bakterien bleiben, in dem Vacuum einer Barometerröhre nicht die geringste Spur von Kohlensäure produciren.

Ohne Leben ist demnach keine Athmung möglich.

Wie aus einigen Versuchen Wortmann's<sup>6)</sup> und Wilson's<sup>7)</sup> zu ersehen ist, verringert sich allmählich die intramolekulare Athmungsgrösse; denn zu lange Sauerstoffentziehung wirkt bekanntlich schädlich auf die Pflanzen ein und führt endlich unvermeidlich den Tod derselben herbei.

Nach Beobachtungen Pfeffer's<sup>8)</sup> und Böhm's<sup>9)</sup> soll durch einen längeren, ja sogar schon kürzeren Aufenthalt in einem sauer-

1) Stich, Flora 1891, S. 20 u. 56.

2) Dehérain et Moissan, Annales d. sciences nat. Botanique, série V, T. XIX, p. 357.

3) Böhm, Sitzungsberichte d. k. Akademie d. Wissenschaften, Wien, Bd. 67, Abth. 1, S. 224.

4) Lechartier et Bellamy, Comptes rendus, T. 79, p. 1009.

5) Wortmann, Arbeiten d. botan. Institute z. Würzburg, Bd. II, S. 506.

6) Wortmann, Arbeiten d. botan. Institute z. Würzburg, Bd. II, S. 513.

7) Wilson, Untersuchungen a. d. Institut z. Tübingen, Bd. I, S. 648 (5), 649 (8).

8) Pfeffer, Arbeiten d. botan. Institute z. Würzburg, Bd. I, S. 34.

9) Böhm, Sitzungsberichte d. k. Akademie d. Wissenschaften, Wien, Bd. 67, Abth. 1, S. 230.

stofffreien Medium auch das Assimilationsvermögen der Pflanzen merklich beeinträchtigt werden.

Ferner haben die von Detmer<sup>1)</sup>, Möller<sup>2)</sup>, Wortmann<sup>3)</sup>, Kraus<sup>4)</sup> und Borodin<sup>5)</sup> ausgeführten Untersuchungen zu dem übereinstimmenden Resultate geführt, dass Pflanzen weder Wachstumserscheinungen, noch geotropische oder heliotropische Krümmungen zeigen, wenn sie in das Vacuum (Wortmann) oder in einen Raum gebracht werden, in welchem der Sauerstoff durch ein indifferentes Gas — als Kohlensäure, Wasserstoff oder Stickstoffoxydulgas (Detmer, Möller) — verdrängt worden ist.

Dass die Pflanzen aber in Contact mit diesen Gasen — also auch während der intramolekularen Athmung — ihre volle Lebensenergie bewahrten, geht zur Evidenz aus der von den genannten Autoren ermittelten Thatsache hervor, dass sie sich bei Zutritt von Sauerstoff normal weiter entwickelten, und dass nach Kraus geotropisch reizbare Organe auch ihre Krümmungen wieder ausführten, nachdem sie den Zustand der „Starre“ allmählich überwunden hatten.

Entscheidend gegen die Auffassung, dass die intramolekulare Athmung ein mit dem Absterben der Pflanzen verknüpft Symptom sei, sind die Experimente von Borodin<sup>6)</sup>, Wilson<sup>7)</sup>, Möller<sup>8)</sup>, Stich<sup>9)</sup>, sowie auch unsere Untersuchungen insofern geworden, als dieselben deutlich lehren, dass bei Ausschluss des freien Sauerstoffs die Kohlensäureproduction zwar sogleich sinkt, sich aber dann längere Zeit auf dieser Höhe constant erhält und, was besonders betont werden muss, mit Zufuhr von Sauerstoff alsbald wieder auf ihre frühere Grösse zurückkehrt, vorausgesetzt natürlich, dass die Sauerstoffentziehung nicht allzu lange währte.

Durch diese experimentell ermittelten Thatsachen ist, wie

---

1) Detmer, Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 11, S. 222 u. 225.

2) Möller, Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft, Bd. II, S. 35—41.

3) Wortmann, l. c., S. 509.

4) Kraus, Abhandlungen der naturf. Gesellschaft z. Halle, Bd. XVI, Heft 2, S. 202.

5) Borodin, Botanischer Jahresbericht 1875, S. 880.

6) Borodin, Botanische Zeitung 1881, S. 127.

7) Wilson, l. c., S. 645—655.

8) Möller, Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft, Bd. II, S. 313—318.

9) Stich, Flora 1891, S. 22—25.

Pfeffer<sup>1)</sup> zuerst mit aller Schärfe hervorhob, der klare Beweis geliefert, „dass die intramolekulare Athmung nicht einer Absterbungserscheinung, sondern Processen entspringt, welche sich unter Bewahrung der vollen Lebensenergie in der lebenden Zelle sogleich einstellen, sobald der zur normalen Athmung nöthige Sauerstoff mangelt.“

## 12. Athmungstheorien.

Was schliesslich den Zusammenhang der intramolekularen Athmung mit der normalen betrifft, so scheint es uns nicht geboten, auf dieses Problem, das bis jetzt noch die hervorragendsten Pflanzenphysiologen lebhaft beschäftigt, hier näher einzugehen.

Wir begnügen uns vielmehr mit einem Hinweis auf die von Brefeld<sup>2)</sup>, Pfeffer<sup>3)</sup>, Wortmann<sup>4)</sup> und Detmer<sup>5)</sup> geltend gemachten Anschauungen.

Von all den aufgestellten Theorien trägt unserer Ansicht nach Detmer's Dissociationshypothese den bis jetzt experimentell ermittelten Thatsachen am meisten Rechnung, und sie gestattet zudem eine befriedigende Erklärung der in dem Pflanzenkörper vor sich gehenden Stoffwechselprocesse.

## Zweiter Abschnitt.

### Untersuchungsmethode.

Die angewandte Methode läuft darauf hinaus, einen von Kohlensäure befreiten, constanten Wasserstoffstrom über die Untersuchungsobjecte zu leiten, die von letzteren ausgehauchte und von dem Gasstrom mit fortgerissene Kohlensäure behufs Absorption in Baryt-

1) Pfeffer, Untersuchungen aus d. botan. Institut z. Tübingen, Bd. I, S. 658.

2) Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 5, S. 299 u. 300.

3) Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. 7, S. 805—834.

„ Pflanzenphysiologie 1881, Bd. 1, S. 370—372.

„ Untersuchungen aus d. botan. Institut z. Tübingen, Bd. 1, S. 663—672.

„ Abhandlungen der math.-phys. Klasse d. königl. sächsischen Gesellschaft d. Wissenschaften, Bd. XV.

4) Wortmann, Arbeiten d. botan. Instituts z. Würzburg, Bd. II, S. 516—520.

5) Detmer, Vergleichende Physiologie d. Keimungsprocesses, S. 241.



wasser überzuführen und hierauf ihre Menge durch Titiren mit einer Oxalsäurelösung zu ermitteln. Zur Ausführung der Experimente diente der auf Taf. I abgebildete Apparat, welcher eine einfachere, sonst aber ähnliche Zusammenstellung wie der Pettenkofer-Pfeffer'sche<sup>1)</sup> Athmungsapparat zeigt.

Um die in der Zeiteinheit gebildete Kohlensäure exact bemessen zu können, kommt es vor Allem darauf an, während der Versuche einen möglichst gleichmässigen Wasserstoffstrom durch den Apparat zu leiten. Zu diesem Zwecke ist am Ende desselben der Aspirator *A* angebracht, von dessen Saugkraft die Entwicklung und Geschwindigkeit des Gasstromes abhängig sind.

Letztere wird an der in den graduirten Cylinder *M* abfliessenden Wassermenge von 10 zu 10 Minuten bemessen und kann leicht durch entsprechende Verschiebung des Glashahnes *H'''* so regulirt werden, dass, wie in meinen Versuchen, immer drei Liter Wasserstoff pro Stunde den ganzen Apparat passiren.

Behufs genauer Einstellung ist der Griff des Glashahnes *H'''* mit einer lang ausgezogenen Spitze versehen, die über dem Gradbogen *Gb* spielt. Da mit dem Abnehmen der Druckhöhe des Wassers in der Flasche *A* die Stromgeschwindigkeit selbstverständlich eine immer geringere werden und in Folge dessen sich eine öftere Verstellung des Hahnes nothwendig machen musste, so erschien es vortheilhaft, den ca. 15 Liter fassenden Aspirator immer möglichst mit Wasser angefüllt zu benutzen, zumal die Füllung durch Verbindung des Abflussrohres — (an der Stelle *i*) — mit der Wasserleitung mittelst eines Gummischlauches sehr bequem und schnell bewirkt werden konnte.

Was die Entwicklung des Wasserstoffgases in dem Kipp'schen Apparate *W* betrifft, so möge hervorgehoben werden, dass nur chemisch reines, arsenfreies Zink, sowie arsenfreie Salzsäure zur Anwendung gelangten.

Obwohl nicht anzunehmen ist, dass der so gewonnene Wasserstoff irgendwie wesentliche Mengen solcher Stoffe mit sich führt, welche die Versuchsobjecte schädigen, so hat er doch zur event. Reinigung von Arsen-, Schwefel- oder Kohlenwasserstoff eine in der Waschflasche *Ue* befindliche Lösung von Kaliumpermanganat, sowie

---

1) Untersuchungen aus d. botan. Institut z. Tübingen, Bd. I, S. 637.

die mit einer Lösung von salpetersaurem Silberoxyd getränkten Bimsteinstückchen, mit denen die kleine *U*-Röhre *S* angefüllt ist, zu passiren.

Der Inhalt dieser beiden Vorlagen wurde öfters erneuert; auch war es nöthig, um über eine für eine Versuchszeit von 10 bis 12 Stunden vollkommen ausreichende Wasserstoffmenge verfügen zu können, den Kipp'schen Apparat vorher zu reinigen und von Neuem mit Zink und Salzsäure zu füllen.

Indem der Gasstrom das unten mit concentrirter Kalilauge und oben mit Aetzkalistückchen gefüllte Absorptionsgefäß *K'*, sowie der grösseren Sicherheit halber noch die mit Kalilauge getränkten, in den beiden *U*-Röhren *K''* und *K'''* sich befindlichen Bimsteinstücke durchstreicht, wird er seiner Kohlensäure beraubt. Dass die so bewirkte Absorption eine vollkommene war, beweist die Thatsache, dass in wiederholten Controlversuchen, bei welchen zwischen *K'''* und dem Pflanzenbehälter *R* ein Fläschchen mit klarem Barytwasser sich befand, letztere Flüssigkeit nicht die geringste Trübung zeigte.

Das zur Aufnahme der Untersuchungsobjecte bestimmte Gefäß besitzt einen Inhalt von ca. 200 ccm und läuft unten in ein Schlangrohr aus, welches neben dem eigentlichen Respirationsgefäße *R* in die Höhe steigt.

Letzteres wird oben mittelst eines zweifach durchbohrten Gummistöpsels, in dessen einer Oeffnung das Thermometer *T''* und in dessen anderer ein in einem stumpfen Winkel gebogenes, kurzes Glasrohr steckt, luftdicht verschlossen.

Das Thermometer ist in Zehntel-Grade getheilt und endigt in einen langen, cylindrischen Quecksilberbehälter, der sich inmitten der Versuchspflanzen befindet.

Letztere wurden, damit sie ihren Turgor auf längere Zeit bewahrten, stets im angefeuchteten Zustande in das Respirationsgefäß gebracht, dessen Rauminhalt sie beinahe einnahmen.

Um den Zutritt von Licht und somit Chlorophyllbildung bezw. Assimilation zu verhindern, setzte ich den Pflanzenbehälter in das mit Wasser gefüllte, thönerne Umhüllungsgefäß *G*, welches zur Vorsicht während der Versuchszeit noch mit einem eigens für diesen Zweck construirten Deckel verschlossen war. Die Temperatur des in diesem Gefäße enthaltenen Wassers wurde von dem ebenfalls in Zehntel-Grade getheilten Thermometer *T'* angezeigt und konnte

leicht bei einiger Sorgfalt und Uebung durch Hinzusetzen warmen resp. kalten Wassers oder kleiner Eisstücke während einer Versuchsreihe vollkommen constant erhalten werden. In meinen Experimenten betrugen die Abweichungen von der Versuchstemperatur factisch nie mehr als  $\frac{2}{10}$  Grad. Um das Athmungsmaterial auf 0 Grad zu bringen, füllte ich das Umhüllungsgefäss mit zerstampftem Eise und stellte es sammt dem Pflanzenbehälter in einen grossen, eine Kältemischung enthaltenden eisernen Topf.

Durch diese Manipulation gelang es, oft Stunden lang das Ende des Quecksilberfadens auf dem gewünschten Nullpunkte zu erhalten.

Bemerkt sei nur noch, dass bei den Temperaturen von  $35^{\circ}$  ab eine kleine Gasflamme zur Anwendung kam, die unter dem das Umhüllungsgefäss tragenden Dreifusse *D* unterhalten wurde.

Der gereinigte und entkohlensäuerte Wasserstoffstrom nimmt, indem er das Schlangenrohr passirt, die Temperatur des Wassers an und gelangt, die Pflanzen von unten nach oben durchstreichend, durch das Sperrventil *Sch* hindurch in die gewöhnlich mit 75 ccm titrirtem Barytwasser gefüllte Pettenkofer'sche Röhre *B*, in welcher die Absorption der ausgeathmeten und vom Gasstrom mitgenommenen Kohlensäure erfolgt. Wie wiederholte, bei den verschiedensten Temperaturen angestellte Versuche ergaben, in denen zur Controle unmittelbar nach der Röhre *B* ein Gefäss mit klarem Barytwasser sich befand, war die Kohlensäureabsorption selbst bei intensiver Athmung eine durchaus vollkommene.

Das Sperrventil *Sch* enthält wenig concentrirte Schwefelsäure und hat den Zweck, beim Auswechseln der Barytröhren das Hineinströmen von Luft in den Respirationsraum zu vermeiden; dieser kann übrigens der grösseren Sicherheit halber durch entsprechende Verstellung des Glashahnes *H''* gegen das Ventil hin gänzlich abgesperrt werden.

Erwähnt sei schliesslich noch, dass die Einschaltung der kleinen, mit Aetzkalkstückchen gefüllten *U*-Röhre *K''* das Diffundiren von Kohlensäure aus dem Aspirator nach der Röhre *B* zu verhindert.

Um festzustellen, ob nicht etwa Spuren von Kohlensäure aus dem Vegetationsraum nach der *U*-Röhre *K'''* zurückdiffundirten, wurde in aufeinander folgenden, mit demselben Material und bei derselben Temperatur ausgeführten Versuchen ein Sperrventil mit

concentrirter Schwefelsäure zwischen *R* und *K'''* zur Controle abwechselnd ein- und ausgeschaltet.

Wie jedoch die Uebereinstimmung der hierbei gewonnenen Kohlensäuremengen unmittelbar lehrte, fand eine Diffusion von Kohlensäure in oben erwähntem Sinne keineswegs statt, und es konnte deshalb getrost von der permanenten Benutzung eines solchen Sperrventils abgesehen werden.

Was die Verdrängung des Sauerstoffs aus dem Apparate betrifft, so sei hier bemerkt, dass ich von der anfänglichen Evacuation mittelst einer Wasserstrahlluftpumpe später absah, weil durch Ansetzen einer solchen Luftpumpe aus hier nicht weiter zu erörternden Gründen oft sehr bedenkliche Störungen verursacht wurden. Wie ich mich indessen durch einen in der Dunkelheit angestellten Controlversuch überzeugte, war keine Spur von Sauerstoff mehr vorhanden, nachdem ein starker, continuirlicher Wasserstoffstrom ohne Vermittelung des Aspirators (bei „*k*“ war die Verbindung unterbrochen!) während einer halben Stunde den Apparat passirt hatte. Als ich nämlich nach dieser Zeit ein Phosphorfläschchen mit dem Sperrventil *Sc* in Communication brachte, war in kürzester Zeit das Leuchten des Phosphors, welches man vorher in ziemlicher Entfernung deutlich wahrnehmen konnte, verschwunden — ein Beweis, dass der Sauerstoff im Apparate vollständig durch den halbstündigen Gasstrom verdrängt worden war. Zur Beseitigung der atmosphärischen Luft liess ich daher von nun ab vor Beginn einer jeden Versuchsreihe zunächst immer ohne Aspirator, indem ich bei „*k*“ die Verbindung löste, einen kräftigen, constanten Wasserstoffstrom während einer halben resp. ganzen Stunde den Apparat passiren, und hierauf leitete ich noch, indem die beiden Gummischläuche *l* und *o* durch ein Glasrohr verbunden und die Communication von *l* mit dem Sperrventil *Sc* hergestellt wurde, direct  $\frac{1}{2}$  bis 1 Stunde lang Wasserstoff durch den Respirationsraum in den Aspirator.

Erst jetzt schaltete ich zwischen *l* und *o* die mit titrirtem Barytwasser gefüllte Pettenkofer'sche Röhre ein; denn wie die Erfahrung lehrte, wurde in den nun folgenden Zeiteinheiten eine gleich grosse, intramolekular gebildete Kohlensäuremenge in das Barytwasser übergeführt.

Dass in der angewandten Versuchsmethode der Ausschluss von Sauerstoff sehr vollkommen war, wurde auch durch mehrere Control-

versuche bestätigt, in denen sich behufs Absorption von etwaig vorhandenem Sauerstoff unmittelbar vor dem Pflanzenbehälter ein Gefäss befand, welches in Kalilauge gelöste Pyrogallussäure enthielt.

Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass man zur Erreichung sicherer Resultate vor Allem auch auf einen völlig luftdichten Verschluss des ganzen Apparates zu achten hat.

Es empfiehlt sich daher, nur ganz gute Gummistöpsel, sowie sorgfältig eingeschliffene Glashähne zu benutzen und vor jedem Versuche nachzusehen, ob an sämtlichen Verbindungsstellen innerhalb der gut eingefetteten Gummischläuche die Glasröhren mit ihren Enden zusammenstossen.

Von dem guten Schluss des functionirenden Apparates kann man sich dann leicht durch Zudrehen des Hahnes  $H'$  oder des Hahnes  $H'''$  überzeugen.

In ersterem Falle muss alsbald der Wasserabfluss bei  $Ab$ , in letzterem die Gasentwicklung aufhören.

Wie schon erwähnt, diente als Absorptionsflüssigkeit Barytwasser; dasselbe enthielt im Liter 21 g Barythydrat und 3 g Chlorbarium und wurde in einer hoch gestellten, ca. 10 l fassenden Flasche kohlensäurefrei aufbewahrt. Aus letzterer liess sich dann durch eine besondere Vorrichtung das Füllen der sorgfältig gereinigten und gut getrockneten Pettenkofer'schen Röhren bequem und ohne Gefahr, dass Kohlensäure aus der Luft hinzutrat, ausführen. Der Inhalt dieser Röhren kam dann bei Beendigung der Versuche schnell in hohe, gut zu verschliessende Cylindergläser, und nach dem Absetzen des Niederschlages wurden von der darüber stehenden, wasserklaren Flüssigkeit mittelst einer durch einen Gummischlauch verlängerten Pipette zweimal 25 ccm zum Titiren abgehoben.

Hierbei kam eine Oxalsäurelösung in Anwendung, die 2,8636 g krystallisierte Säure auf 1 l Wasser enthielt und von der 1 ccm einem Milligramm Kohlensäure entsprach. Als Indicator wurde in Alkohol gelöste Rosolsäure verwandt. Durch diese Methode war es möglich, die Kohlensäure selbst bis auf  $\frac{1}{10}$  mg genau zu bestimmen.

Wenn auch das Auswechseln der Barytröhren, sowie das mehrmalige Umgiessen der Absorptionsflüssigkeit nur wenige Sekunden in Anspruch nahm, so sind doch diese nicht zu umgehenden Manipulationen als Quelle von — wenn auch sehr geringen — Versuchsfehlern anzusehen.

Es erschien daher geboten, die Grenze dieser, sowie der aus der Methode überhaupt entspringenden Fehler von Zeit zu Zeit durch Controlversuche, bei denen der Respirationsraum nicht mit Pflanzen angefüllt war, festzustellen. Die Resultate dieser Versuche waren folgende.

Ermittelt wurden:

bei 15° C. während 1 Stunde in 75 ccm Ba(OH) <sub>2</sub>	0,96 mg CO <sub>2</sub> ,
" 15° " " 1 " " " "	0,90 " "
" 15° " " 1 " " " "	0,60 " "
" 28° " " 1 " " " "	0,90 " "
" 27° " " 1 " " " "	0,60 " "
" 26° " " 1 " " " "	1,20 " "
" 23° " " 1 " " " "	0,90 " "
" 24° " " 1 " " " "	0,75 " "
1) " 18° " " 1 " " " "	1,20 " "

Die so gefundenen Werthe glaubte ich bei der quantitativen Bestimmung der in der intramolekularen Athmung producirt Kohlensäure unberücksichtigt lassen zu dürfen, da ja die aus der Individualität der Untersuchungsobjecte entspringenden Differenzen in der Kohlensäureproduction sogar noch grösser ausfallen.

Als Versuchsobjecte wurden Keimlinge von *Triticum vulgare* und von *Lupinus luteus*, ferner Laub- resp. Blumenblätter von *Calendula officinalis* und von der Rose „la France“ gewählt.

Um die Ergebnisse der von Clausen<sup>2)</sup> mit *Triticum vulgare* und *Lupinus luteus* bezüglich der Abhängigkeit der normalen Athmungsgrösse von der Temperatur im hiesigen landwirthschaftlichen Laboratorium angestellten Versuche zu einem zuverlässigen Vergleiche heranziehen zu können, habe ich nicht nur die betreffenden Keimlinge in demselben Alter und von derselben Grösse wie Clausen benutzt, sondern auch bei der Kultur dieselben äusseren Bedingungen zu erreichen angestrebt.

Nachdem ich nämlich die Samen 12 bzw. 24 Stunden lang in destillirtem Wasser aufgeweicht hatte, legte ich sie in mit feuchten

1) Bei diesem letzten Controlversuch war der Kipp'sche Apparat ausgeschaltet.

2) Clausen, Doctordissertation, eingereicht bei d. phil. Fac. der Univers. Jena. Berlin 1890, Verlag von Paul Parey. (Separatabdruck.)

Sägespänen locker angefüllte Blechkästen und brachte letztere in einen dunklen, mit doppelter Wandung versehenen Keimungsschrank.

Durch Erwärmung mittelst Gasflammen des zwischen den beiden Wandungen sich befindlichen kalten Wassers konnte in dem Schranke die Temperatur leicht zwischen  $18^{\circ}$  und  $25^{\circ}$  C. erhalten werden. Die Entwicklung der Keimlinge war so eine durchaus gleichmässige und liess nichts zu wünschen übrig.

---

### Dritter Abschnitt.

#### Resultate der Untersuchungen.

I. Welche Beziehungen bestehen zwischen der bei intramolekularer Athmung der Pflanzen producirten Kohlensäuremenge einerseits und der Höhe der Temperatur, welcher diese Pflanzen ausgesetzt sind, andererseits?

Zur Stellung und Beantwortung dieser Frage veranlassten mich besonders nachfolgende Erwägungen.

Zunächst musste es wünschenswerth erscheinen, nachdem Clausen durch zahlreiche Experimente die Relation zwischen normaler Athmung und der Temperatur festgestellt hatte, auch den Verlauf der von der Temperatur abhängigen intramolekularen Athmungskurve näher zu ermitteln, zumal, wie wir früher gesehen haben, nur äusserst spärliche Beobachtungen nach dieser Richtung hin vorliegen.

Dann aber war es vor Allem auch interessant zu erfahren, ob, wie das von A. Mayer<sup>1)</sup> angegebene, allerdings noch nicht experimentell begründete Temperaturoptimum für die Sprosspilzgährung ( $25-30^{\circ}$  C.) vermuthen lässt, auch die Kohlensäureproduction während der intramolekularen Athmung höherer Gewächse etwa bei  $30^{\circ}$  C. ihr Optimum erreicht.

Es war nicht zu verkennen, dass die folgenden, zur Lösung der oben gestellten Frage unternommenen Versuche den dunklen Zusammenhang von der intramolekularen Athmung höherer Gewächse und der Sprosspilzgährung, welch' letztere ja nur als eine specielle

---

1) A. Mayer, Gährungschemie 1874, S. 133.

Form der intramolekularen Athmung überhaupt jetzt allgemein angesprochen wird, mit beleuchten konnten.

Bevor ich nun zur Mittheilung der gewonnenen Resultate selbst schreite, sei es gestattet, noch auf einige beachtenswerthe Notizen, die sich theils auf das Athmungsmaterial, theils auf die Methode beziehen, hinzuweisen.

Wie schon im vorhergehenden Abschnitte erwähnt, zeigten Clausen's und meine Versuchsobjecte in Bezug auf Alter und Grösse vollkommene Uebereinstimmung. Sowohl die Weizen- als auch die Lupinenkeimlinge wurden in einem Alter von 4—5 Tagen zu den Experimenten verwandt.

Die Plumula der ersteren hatte in diesem Entwicklungsstadium eine Länge von 3—4 cm erreicht, während die Würzelchen durchschnittlich 2—3,5 cm maassen.

Die Lupinenkeimlinge, zu deren Kultur sogar ein Rest des von Clausen hinterlassenen Samenmaterials diente, waren im Laufe von 4—5 Tagen soweit herangewachsen, dass die Länge des hypokotylen Gliedes ca. 2 cm, diejenige der Keimwurzel ungefähr 3 cm betrug.

Bei der Auswahl der Keimlinge, von denen immer 50 g zu jeder Versuchsreihe in Anwendung kamen, wurde mit peinlicher Sorgfalt auf möglichst gleichmässige Entwicklung gesehen; auch war, wie ein vergleichender Blick auf die entsprechenden Tabellen lehrt, sogar die Stückzahl der von Clausen und von mir benutzten Lupinenpflänzchen fast genau dieselbe.

Was die Reinigung des Versuchsmaterials betrifft, so sei bemerkt, dass die Weizenkeimlinge einfach durch kräftiges Schütteln auf einem Sieb, dessen Maschenweite 6—8 mm betrug, von den anhaftenden Sägespänen befreit wurden; dagegen erschien es vortheilhafter, die Lupinenkeimpflanzen einzeln, nachdem sie ihrer Samenschalen beraubt waren, sorgfältig mit trockenem Fliesspapier abzuwischen.

Hervorgehoben zu werden verdient die Thatsache, dass selbst nach einem 5—7stündigen Experimentiren bei nicht allzu hohen Versuchstemperaturen die Keimpflänzchen, indem ich sie in feuchte Sägespäne bei Zimmertemperatur versetzte, sich normal weiter entwickelten; auch konnte unter solchen Umständen schon nach wenigen Stunden an einigen in horizontaler Lage sich befindlichen Pflänzchen das Auftreten von geotropischen Krümmungen constatirt werden.



Es war hiermit also der klarste Beweis geliefert, dass der 5—7 stündige Aufenthalt in der Wasserstoffatmosphäre durchaus keinen schädigenden Einfluss auf das Athmungsmaterial ausgeübt hatte.

Bezüglich der Widerstandsfähigkeit sowohl der Weizen- als auch der Lupinenkeimlinge machte ich indessen bei den Versuchstemperaturen von 35° ab andere Erfahrung.

In einer mir vorliegenden Versuchsreihe erhielt ich z. B. mit denselben Weizenkeimlingen in unmittelbar aufeinander folgenden Zeiteinheiten nachstehende ausgeathmete Kohlensäuremengen:

40° C.	1. Stunde:	54,30 mg CO <sub>2</sub> ,
	2. „	52,20 „ „
	3. „	46,80 „ „

[während 1/2 Stunde fiel die Kohlensäurebestimmung aus]

35° C.	4. Stunde:	33,00 mg CO <sub>2</sub> ,
	5. „	27,90 „ „
	6. „	21,30 „ „

Dass der Rückgang der Kohlensäureproduction in dieser Versuchsreihe offenbar als eine durch den mehrstündigen Aufenthalt der Pflanzen im Wasserstoffstrom hervorgerufene pathologische Erscheinung zu betrachten war, davon gab auch das Aussehen der Keimlinge nach beendigem Experimentiren ein beredtes Zeugniß.

Diese sogleich in den ersten, bei höheren Temperaturen angestellten Experimenten gewonnene Erfahrung veranlasste mich, ganz besondere Vorsichtsmassregeln zu ergreifen. Wie aus den Tabellen I und II leicht ersichtlich ist, habe ich daher von 35° ab dieselben Keimlinge nie länger als höchstens drei Stunden den Athmungsversuchen unterzogen.

Ferner schien es mir geboten, gerade bei 35 und 40°, wo besonders die Weizen- und mitunter auch einzelne Lupinenkeimlinge schon nach kürzerer Sauerstoffentziehung abstarben, recht zahlreiche Versuche unter Anwendung von verschiedenem Material auszuführen. Nur auf diese Weise gelang es mir, Resultate zu erzielen, an deren Richtigkeit nicht der geringste Zweifel bestehen konnte.

Den bei 50 und 55° erhaltenen Werthen ist allerdings keine Bedeutung weiter beizulegen, weil sowohl die Weizen- als auch die Lupinenkeimlinge bei diesen Temperaturen schon nach einer halb- bzw. einstündigen Versuchsdauer sich alle als abgestorben erwiesen.

Der Turgor der Pflänzchen war verschwunden, sie zeigten ein glänzendes resp. braunes Aussehen; auch hatte sich am Grunde des Respirationsgefässes der ausgetretene Zellsaft als gelbe Flüssigkeit angesammelt.

Schliesslich möge noch erwähnt werden, dass vor Beginn der mit Lupinenkeimlingen ausgeführten Versuche in der im zweiten Abschnitt angegebenen Weise stets längere Zeit ( $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden) als bei Weizenpflanzen der Wasserstoffstrom durch den Apparat geleitet wurde, weil es hier galt, schon grössere Gewebmassen sauerstofffrei zu machen.

Tabelle I.

Die mit *Triticum vulgare* angestellten Versuche lieferten folgende Resultate:

Gewicht der frischen Keimlinge stets 50 g; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Temperatur °C.	Zeitdauer der Versuche	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Producirte Kohlensäure	
			pro Stunde und 100 g Keim- linge in mg	im Durchschnitt mg
0	4 h 34' — 5 h 34' <sup>1)</sup>	2,40	4,80	5,40
	5 h 43' — 7 h 43'	6,00	6,00	
	11 h 15' — 1 h 15'	6,00	6,00	
	1 h 18' — 2 h 18'	3,00	6,00	
	2 h 27' — 3 h 27'	2,10	4,20	
+ 5	3 h 12' — 4 h 12'	4,80	9,60	8,06
	4 h 16' — 5 h 16'	3,90	7,80	
	5 h 19' — 6 h 19'	3,60	7,20	
	6 h 32' — 7 h 32'	3,00	6,00	
	2 h 40' — 3 h 40'	3,99	7,98	
	3 h 43' — 4 h 43'	4,89	9,78	
+ 10	3 h 18' — 4 h 18'	6,00	12,00	12,12
	4 h 22' — 5 h 22'	6,15	12,30	
	5 h 29' — 6 h 29'	5,70	11,40	
	6 h 31' — 7 h 31'	5,55	11,10	
	7 h 34' — 8 h 34'	6,15	12,30	
	9 h 40' — 10 h 40'	6,81	13,62	

1) Die Klammer in der 2. Spalte soll andeuten, dass die eingeschlossenen Versuche mit denselben Keimlingen ausgeführt wurden.

*Triticum vulgare.* (Fortsetzung.)

Gewicht der frischen Keimlinge stets 50 g; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Temperatur °C.	Zeitdauer der Versuche	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Producirte Kohlensäure	
			pro Stunde und 100 g Keim- linge in mg	im Durchschnitt mg
+ 15	3 h 32' — 4 h 32'	10,65	21,30	18,14
	4 h 35' — 5 h 35'	9,45	18,90	
	5 h 50' — 6 h 50'	8,40	16,80	
	6 h 54' — 7 h 54'	8,10	16,20	
	11 h — 12 h	9,06	18,12	
	12 h 3' — 1 h 3'	8,76	17,52	
+ 20	5 h 9' — 6 h 9'	10,80	21,60	21,56
	6 h 12' — 7 h 12'	11,10	22,20	
	7 h 15' — 8 h 15'	11,40	22,80	
	6 h 55' — 7 h 55'	9,21	18,42	
	3 h 7' — 4 h 7'	11,40	22,80	
+ 25	5 h 38' — 6 h 38'	13,80	27,60	26,17
	2 h 12' — 3 h 12'	12,60	25,20	
	3 h 15' — 4 h 15'	13,50	27,00	
	4 h 35' — 5 h 35'	12,21	24,42	
	5 h 37' — 6 h 37'	12,81	25,62	
	2 h 30' — 3 h 30'	13,35	26,70	
	3 h 32' — 4 h 32'	13,35	26,70	
+ 30	4 h 35' — 5 h 35'	17,25	34,50	33,04
	4 h 48' — 5 h 48'	16,50	33,00	
	5 h 50' — 6 h 50'	16,95	33,90	
	7 h 14' — 8 h 14'	14,85	29,70	
	11 h 23' — 12 h 23'	17,55	35,10	
	12 h 58' — 1 h 58'	16,05	32,10	
	2 h 2' — 3 h 2'	16,50	33,00	
+ 35	7 h 15' — 8 h 15'	19,65	39,30	40,61
	5 h 14' — 6 h 14'	22,20	44,40	
	6 h 25' — 7 h 25'	20,85	41,70	
	7 h 35' — 8 h 35'	19,20	38,40	
	6 h 44' — 7 h 44'	18,60	37,20	
	7 h 47' — 8 h 47'	19,50	39,00	
	4 h 48' — 5 h 48'	22,05	44,10	
	5 h 50' — 6 h 50'	20,40	40,80	

*Triticum vulgare.* (Fortsetzung.)

Gewicht der frischen Keimlinge stets 50 g; angewandtes Barytwasser 75 ccm.

Temperatur °C.	Zeitdauer der Versuche	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Producirte Kohlensäure	
			pro Stunde und 100 g Keim- linge in mg	im Durchschnitt mg
+ 40	9 h 8' — 10 h 8'	27,15	54,30	52,39
	10 h 10' — 11 h 10'	26,10	52,20	
	11 h 13' — 12 h 13'	23,40	46,80	
	3 h 5' — 4 h 5'	25,80	51,60	
	4 h 8' — 5 h 8'	27,30	54,60	
	6 h 15' — 7 h 15'	25,50	51,00	
	7 h 18' — 8 h 18'	27,30	54,60	
	4 h 53' — 5 h 23'	18,95	55,80	
	7 h 17' — 8 h 17'	27,75	55,50	
	11 h 17' — 12 h 17'	25,80	51,60	
	3 h — 4 h	24,15	48,30	
+ 45	2 h 46' — 3 h 46'	12,60	25,20	25,10
	7 h — 8 h	14,10	28,20	
	5 h 57' — 6 h 57'	10,95	21,90	
+ 50	3 h 47' — 4 h 47'	4,20	8,40	10,80
	5 h 10' — 6 h 10'	6,60	13,20	
+ 55	6 h — 7 h	3,60	7,20	6,00
	7 h 3' — 8 h 3'	2,40	4,80	

Tabelle II.

Ergebnisse der mit *Lupinus luteus* ausgeführten Versuche:

Gewicht der frischen Keimlinge stets 50 g; angewandtes Barytwasser 75 ccm.

Temperatur °C.	Versuchsdauer	Anzahl der Keimlinge	Im Baryt- wasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Producirte Kohlensäure	
				pro Stunde u. 100 g Keim- linge in mg	im Durchschnitt mg
0	12 h 31' — 2 h 31'	104	4,50	4,50	4,48
	2 h 40' — 3 h 40'		1,80	3,60	
	3 h 42' — 5 h 42'		4,44	4,44	
	5 h 46' — 6 h 46'		2,70	5,40	
+ 5	2 h 46' — 3 h 46'	105	3,90	7,80	7,50
	3 h 48' — 4 h 48'		3,60	7,20	
	4 h 54' — 5 h 54'		3,90	7,80	
	5 h 57' — 6 h 57'		3,60	7,20	

*Iaspinus luteus.* (Fortsetzung.)

Gewicht der frischen Keimlinge stets 50 g; angewandtes Barytwasser 75 cem.					
Temperatur °C.	Versuchsdauer	Anzahl der Keimlinge	Im Baryt- wasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Producirte Kohlensäure	
				pro Stunden. 100 g Keim- linge in mg	im Durchschnitt mg
+ 10	2 h 49' — 3 h 49'	110	7,35	14,70	13,92
			7,50	15,00	
			6,45	12,90	
			6,54	13,08	
+ 15	3 h 2' — 4 h 2'	106	9,90	19,80	18,54
			9,15	18,30	
	3 h 2' — 4 h 2'	105	9,45	18,90	
			9,15	18,30	
			8,70	17,40	
+ 20	5 h 17' — 6 h 17'	101	10,35	20,70	23,85
	3 h 37' — 4 h 37'	102	11,25	22,50	
	2 h 50' — 3 h 50'	106	13,05	26,10	
	3 h 52' — 4 h 52'		12,90	25,80	
	10 h 30' — 11 h 30'	104	12,09	24,18	
+ 25	10 h 18' — 11 h 18'	103	16,65	33,30	29,46
	2 h 2' — 3 h 2'	106	15,90	31,80	
	3 h 5' — 4 h 5'		13,80	27,60	
	4 h 16' — 5 h 16'		13,80	27,60	
	5 h 19' — 6 h 19'		13,50	27,00	
+ 30	6 h 42' — 7 h 42'	104	19,50	39,00	38,40
	7 h 45' — 8 h 45'		18,90	37,80	
	11 h 40' — 12 h 40'	103	19,35	38,70	
	12 h 43' — 1 h 43'		19,05	38,10	
+ 35	3 h 48' — 4 h 48'	104	21,45	42,90	44,32
	4 h 53' — 5 h 53'		22,95	45,90	
	5 h 56' — 6 h 56'	106	20,85	41,70	
	6 h 49' — 7 h 49'		23,40	46,80	
+ 40	4 h 26' — 5 h 26'	107	29,20	58,40	59,98
	7 h 30' — 8 h	101	16,05	64,20	
	8 h 2' — 8 h 32'		16,05	64,20	
	5 h 55' — 6 h 55'	102	28,65	57,30	
	6 h 58' — 7 h 28'		13,95	55,80	

1) Bei diesem Versuche waren 100 cem Barytwasser zur Anwendung gekommen.

*Lupinus luteus.* (Fortsetzung.)

Gewicht der frischen Keimlinge stets 50 g; angewandtes Barytwasser 75 ccm.					
Temperatur °C.	Versuchsdauer	Anzahl der Keimlinge	Im Baryt- wasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Producirte Kohlensäure	
				proStunden. 100 g Keim- linge in mg	im Durchschnitt mg
+ 45	6 h 36' — 7 h 36'	106	12,90	25,80	26,23
	12 h 52' — 1 h 52'	104	13,65	27,30	
	1 h 55' — 2 h 25'		6,40	25,60	
+ 50	7 h 29' — 7 h 59'	105	3,15	12,60	11,10
	8 h 3' — 8 h 33'		2,40	9,60	
+ 55	6 h 33' — 7 h 3'	106	1,80	7,20	6,90
	7 h 6' — 7 h 36'		1,65	6,60	

Tabelle III.

Uebersicht der gefundenen Mittelwerthe,  
welche die ausgeathmete Kohlensäuremenge pro Stunde 100 g frischer  
Keimlinge angeben.

Temperatur	Weizenkeimlinge		Lupinenkeimlinge	
	Ausgeathmete CO <sub>2</sub> in mg	Differenz der Kohlensäureabgabe von 5 zu 5° mg	Ausgeathmete CO <sub>2</sub> in mg	Differenz der Kohlensäureabgabe von 5 zu 5° mg
0	5,40	—	4,48	—
+ 5	8,06	+ 2,66	7,50	+ 3,02
+ 10	12,12	+ 4,06	13,92	+ 6,42
+ 15	18,14	+ 6,02	18,54	+ 4,62
+ 20	21,56	+ 3,42	23,85	+ 5,31
+ 25	26,17	+ 4,61	29,46	+ 5,61
+ 30	33,04	+ 6,87	38,40	+ 8,94
+ 35	40,61	+ 7,57	44,32	+ 5,92
+ 40	52,39	+ 11,78	59,98	+ 15,66
+ 45	25,10	— 27,29	26,23	— 33,75
+ 50	10,80	— 14,30	11,10	— 15,13
+ 55	6,00	— 4,80	6,90	— 4,20

In der nachfolgenden Tabelle IV habe ich die von Clausen für die normale (N-) Athmung erhaltenen Mittelzahlen mit den obigen, für die intramolekulare (J-) Athmung gewonnenen übersichtlich zusammengestellt.

Gleichzeitig sind in den mit  $\frac{J}{N}$  überschriebenen Spalten die Werthe gegeben, durch welche das Verhältniss der intramolekularen zur normalen Athmung für die verschiedenen Versuchstemperaturen ausgedrückt wird.

Tabelle IV.

Vergleichende Zusammenstellung der Mittelzahlen, welche die in der normalen (N-) und intramolekularen (J-) Athmung producirt Kohlensäuremenge pro Stunde und 100 g frischer Keimlinge in mg angeben.

Temperatur	Weizenkeimlinge			Lupinenkeimlinge		
Grad Celsius	N	J	$\frac{J}{N}$	N	J	$\frac{J}{N}$
0	10,14	5,40	0,532	7,27	4,48	0,616
+ 5	18,78	8,06	0,429	13,86	7,50	0,541
+ 10	28,95	12,12	0,418	18,11	13,92	0,768
+ 15	45,10	18,14	0,402	34,37	18,54	0,539
+ 20	61,80	21,56	0,348	43,55	23,85	0,547
+ 25	86,92	26,17	0,301	58,76	29,46	0,501
+ 30	100,76	33,04	0,328	85,00	38,40	0,451
+ 35	108,12	40,61	0,375	100,00	44,32	0,443
+ 40	109,90	52,39	0,476	115,90	59,98	0,517
+ 45	95,76	25,10	0,262	104,45	26,23	0,251
+ 50	63,90	10,80	0,169	46,20	11,10	0,240
+ 55	10,65	6,00	0,563	17,70	6,90	0,389

Zur besseren Veranschaulichung ist auf der beigegeführten Tafel II die graphische Darstellung der in der intramolekularen und normalen Athmung für Triticum und Lupinus gewonnenen Mittelwerthe gegeben.

Eine nähere Betrachtung dieser Zahlen resp. der entsprechenden Kurven führt zu nachstehenden Schlussfolgerungen:

1. Das Temperaturminimum für die intramolekulare Athmung der Pflanzen liegt ebenso wie dasjenige für die normale Athmung nicht, wie man vielleicht geneigt sein dürfte zu erwarten, bei  $0^{\circ}\text{C.}$ , sondern einige Grade niedriger; denn bei  $0^{\circ}\text{C.}$  konnte bereits eine nicht ganz unbedeutende Kohlensäureproduction constatirt werden.

2. Mit steigender Temperatur wächst auch allmählich die intramolekulare Athmungsgrösse; aber dieser Zuwachs steht durchaus in keiner Proportionalität mit der Temperaturerhöhung. (Vergl. auch 5.)

3. Ein besonderes Interesse gewährt die Thatsache, dass sowohl bei Weizen- als auch bei Lupinenkeimlingen das Temperaturoptimum für die intramolekulare Athmung bei  $40^{\circ}\text{C.}$  gefunden worden ist; es fällt dasselbe demnach genau mit dem Optimum für den normalen Athmungsprocess zusammen.

Zugleich sehen wir, dass die oben in Bezug auf die Lage des Optimums ausgesprochene Vermuthung keine Bestätigung gefunden hat. Wahrscheinlich ist auch die Kohlensäureproduction des gährthätigen Hefepilzes bei  $40^{\circ}\text{C.}$  am ausgiebigsten, während es ja immerhin möglich sein könnte, dass die Alkoholerzeugung schon zwischen  $25\text{--}30^{\circ}\text{C.}$  ihr Optimum erreichte.

Die Entscheidung dieser Frage muss natürlich eingehenderen Versuchen nach dieser Richtung hin vorbehalten bleiben.

4. Während für die normale Athmung unzweifelhaft ein Temperaturmaximum existirt, welches für *Triticum vulgare* und auch für *Lupinus luteus*<sup>1)</sup> etwa bei  $45^{\circ}\text{C.}$  liegt, kann von einem solchen für die intramolekulare Athmung eigentlich nicht die Rede sein.

Denn die Keimlinge vermögen wohl ohne Schädigung der Lebensfunction selbst längere Zeit Temperaturen zwischen  $40\text{--}45^{\circ}\text{C.}$  bei Sauerstoffanwesenheit zu ertragen, nicht aber, wie früher bereits erwähnt worden ist, bei Sauerstoffausschluss.

In dem beginnenden Absterben der Untersuchungsobjecte ist daher auch die Erklärung des rapiden Abfalles der Athmungskurven bei Ueberschreitung des Temperaturoptimums ( $40^{\circ}\text{C.}$ ) zu suchen.

---

Anmerkung zu 1. Als Ausgangspunkt für die intramolekularen Athmungskurven wurde daher diejenige Temperatur ( $-4^{\circ}\text{C.}$ ) gewählt, bei welcher die Eisbildung in den Pflanzenzellen eintritt.

1) Es beruht jedenfalls auf einem Druckfehler, wenn Clausen (l. c., p. 19) das Temperaturmaximum für *Lupinus* auf  $50^{\circ}\text{C.}$  angiebt; denn aus seinen Zahlen und Kurven ist zu ersehen, dass es bei  $45^{\circ}\text{C.}$  zu suchen ist.



5. Aus den Zahlen, welche in Tabelle III die Differenzen der Kohlensäureabgabe von 5 zu 5° angeben, ist ersichtlich, dass das Zuwachsmaximum für die intramolekulare Athmung beider Untersuchungsobjecte bei 40° C. liegt. Nimmt man auf einige Unregelmässigkeiten keine Rücksicht, so bemerkt man, wie ebenfalls die den Zuwachs der Athmungsgrösse darstellenden Kurven (Taf. II, 3) sich allmählich bis 40° C. erheben, um dann ziemlich steil abzufallen.

Für die normale Athmung dagegen liegen die Zuwachsmaxima bei erheblich tieferen Temperaturen (25, bzw. 30° C.).

6. In Bezug auf die Abhängigkeit der intramolekularen Athmungsintensität von der Temperatur zeigen die Versuchspflanzen insofern gute Uebereinstimmung, als die beiden Kurven (Taf. II, 1 u. 2), welche die Grösse der bei den verschiedenen Wärmegraden gebildeten Kohlensäure graphisch wiedergeben, im Grossen und Ganzen der Abscissenachse ihre Convexität zukehren.

Die von Clausen für die normale Athmung festgestellten Kurven nehmen einen durchaus anderen Verlauf, indem sie in ihrem unteren Theile zunächst gegen die Abscissenachse der Temperatur hin convex, in ihrem oberen Theile dagegen concav sich richten.

7. Die Lupinenkeimlinge lassen im Allgemeinen eine etwas grössere intramolekulare Athmungsenergie erkennen als die Weizenkeimlinge.

Es ist dies um so auffallender, als Clausen bezüglich der normalen Athmungsthätigkeit gerade ein umgekehrtes Verhalten constataren konnte.

8. Wie ein flüchtiger Blick auf Taf. II lehrt, wird schon graphisch durch den Verlauf der normalen und intramolekularen Athmungskurven, indem erstere sich in allen ihren Theilen weit über letztere erheben, die viel ausgiebigere Kohlensäureproduction während des normalen Athmungsprocesses charakterisirt.

Es ist hiermit aufs Neue die Unhaltbarkeit der Wortmannschen Ansicht bewiesen, wonach Pflanzen in der ersten Zeit bei Sauerstoffausschluss die gleiche Menge Kohlensäure aushauchen sollen als bei Sauerstoffzutritt.

9. Die Frage, ob das Verhältniss der normal und intramolekular gebildeten Kohlensäuremenge für alle Temperaturgrade

immer gleich bleibt, muss auf Grund der gewonnenen Resultate entschieden verneinend beantwortet werden.

Fassen wir die hierauf bezüglichen, in Tabelle IV zusammengestellten Quotienten  $\frac{J}{N}$  nur von 0—40° ins Auge, so ergibt sich ferner, dass die für *Triticum* vermittelten Werthe von 0—25° zunächst immer kleiner werden, um dann von da ab ebenso regelmässig wieder zuzunehmen.

Auch die für *Lupinus* erhaltenen Werthe lassen, von einigen Schwankungen abgesehen, ein ähnliches Sinken und Steigen erkennen; nur liegt für *Lupinus* der Minimalwerth nicht bei 25, sondern bei 35° C.

## II. In welchem Verhältnisse stehen die Kohlensäuremengen zu einander, welche eine Pflanzenspecies in verschiedenen Entwicklungsstadien bei normaler und intramolekularer Athmung abgiebt?

Die folgenden vergleichenden Versuche, welche in der Absicht unternommen worden sind, auf experimentellem Wege festzustellen, ob das Verhältniss zwischen der in normaler und intramolekularer Athmung producirten Kohlensäure für verschiedene Entwicklungsphasen einer Pflanzenspecies Veränderung erfährt oder nicht, haben ausser diesem allgemein wissenschaftlichen Interesse auch noch methodische Bedeutung.

Denn wenn sie z. B. lehren sollten, dass, wie es thatsächlich der Fall ist, jenes Verhältniss  $\frac{J}{N}$  mit fortschreitender Entwicklung einer Pflanze sich ändert, so geben sie uns damit den practischen Wink, bei comparativen Beobachtungen über normale und intramolekulare Athmung nur Pflanzen bzw. Pflanzentheile in gleichem Entwicklungsstadium zu verwenden.

Wie schon früher im ersten Abschnitt bemerkt wurde, hatte ich bereits den experimentellen Theil dieser Abhandlung zum Abschluss gebracht, als Stich mit seinen Untersuchungen über die „Athmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen“ gleichzeitig einige vergleichende Versuche über das fragliche Verhältniss  $\frac{J}{N}$  in der „Flora“ 1891 (S. 22—25) ver-

öffentlichte. Im Allgemeinen fiel bei diesen Versuchen der Quotient  $\frac{J}{N}$  für ältere Objecte derselben Species grösser aus als für jüngere; nur die Versuche mit Weizenkeimlingen (5. u. 6. Versuch) lieferten ein umgekehrtes Resultat.

Was nun die Ausführung der unten in Tab. V—VIII angegebenen Versuche betrifft, so sind in methodischer Beziehung dem im vorigen Abschnitte Gesagten nur wenige Bemerkungen hinzuzufügen.

Vor Beginn der Versuche in Luft wurde der Kipp'sche Apparat ausgeschaltet und ein gleichmässiger Luftstrom unter Vermittelung des Aspirators während einer Stunde über die Versuchspflanzen geleitet; es geschah dies deshalb, damit die Luft im Respirationsgefässe bezüglich des Kohlensäuregehaltes einen stationären Zustand erreichte — ein Umstand, auf den bei Erzielung genauer Resultate Rücksicht genommen werden muss. — Beim Uebergang von Luft in Wasserstoff liess ich nach Einschaltung des „Kipp“ zunächst eine Stunde lang ohne und dann noch  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  Stunde lang mit Aspirator einen continuirlichen Wasserstoffstrom den Apparat passiren, bevor ich die intramolekulare Kohlensäureproduction feststellte.

Nachdem dieselbe für zwei resp. drei Zeitabschnitte von je einer Stunde ermittelt worden war, wurde zur Verdrängung des Wasserstoffs ein kräftiger Luftstrom während einer Stunde durch den ganzen Athmungsapparat geführt und hierauf schliesslich abermals die Bestimmung der Kohlensäuremenge vorgenommen, welche die Versuchspflanzen bei normaler Athmung erzeugten.

Nicht unerwähnt will ich lassen, dass der Luft- resp. Wasserstoffstrom auch in diesen Versuchen immer auf 3 l pro Stunde regulirt wurde.

Bei der Wahl der Untersuchungsobjecte griff ich zu Keimlingen von *Lupinus luteus*, weil dieselben einerseits bei günstiger Temperatur lange Zeit die Athmung in voller Stärke unterhalten und andererseits leicht eine gute Auswahl gestatten.

Die Kultur und Reinigung der Versuchspflänzchen erfolgte in der früher beschriebenen Weise.

Ueber das Alter, die Grösse etc. der Keimlinge geben die nachstehenden Tabellen genügend Aufschluss. —

Tabelle V.

Alter der benutzten Lupinenkeimlinge drei Tage; Grösse derselben, und zwar hypokotyles Glied 1 cm durchschnittlich, Würzelchen 1—1,5 cm; Zahl der Keimlinge 164 Stück; Gewicht 55 g.

Temperatur stets 20° C.; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Medium	Versuchsdauer	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäure- abgabe pro Stunde und 100 St. Keim- linge in mg	Mittel für $\frac{J}{N}$
Luft	10 h 35' — 11 h 35'	38,40	23,41	0,553
	11 h 37' — 12 h 7'	19,35	23,59	
Wasserstoff	1 h 53' — 2 h 53'	21,15	12,89	
	2 h 56' — 3 h 56'	20,79	12,78	
Luft	4 h 58' — 5 h 58'	37,80	23,04	
	6 h — 6 h 30'	18,60	22,68	

Tabelle VI.

Alter der Lupinenkeimlinge sechs Tage; Grösse derselben, und zwar hypokotyles Glied 4—5 cm, Würzelchen 5—6 cm; Zahl der Keimlinge 50 Stück; Gewicht 50 g.

Temperatur stets 20° C.; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Medium	Versuchsdauer	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäure- abgabe pro Stunde und 100 St. Keim- linge in mg	Mittel für $\frac{J}{N}$
Luft	10 h 28' — 11 h 28'	12,15	24,30	0,597
	11 h 30' — 12 h	6,60	26,40	
Wasserstoff	1 h 43' — 2 h 43'	7,95	15,90	
	2 h 45' — 3 h 45'	7,65	15,30	
	3 h 47' — 4 h 47'	7,20	14,40	
Luft	5 h 57' — 6 h 57'	12,00	24,00	
	7 h — 7 h 30'	6,75	27,00	

Tabelle VII.

Alter der Lupinenkeimlinge neun Tage (bei den meisten Exemplaren waren bereits die in dem Pericambium der Mutterwurzel entstehenden Seitenwurzeln hervorgebrochen); Grösse derselben, und zwar hypokotyles Glied 7—8 cm, Würzelchen 8—10 cm; Zahl der Keimlinge 45 Stück; Gewicht 60 g.

Temperatur 20° C.; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Medium	Versuchsdauer	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäure- abgabe pro Stunde und 100 St. Keim- linge in mg	Mittel für $\frac{J}{N}$
Luft	10 h 2' — 11 h 2'	10,80	24,00	0,639
	11 h 4' — 12 h 4'	10,05	22,33	
Wasserstoff	1 h 57' — 2 h 57'	6,90	15,33	
	3 h — 4 h	6,30	14,00	
Luft	5 h 6' — 6 h 6'	10,50	23,33	
	6 h 8' — 7 h 8'	9,90	22,00	

Tabelle VIII.

Alter der Lupinenkeimlinge sechs Tage; Grösse derselben, und zwar hypokotyles Glied 4—5 cm, Würzelchen 5 cm; Zahl der Keimlinge 57 Stück; Gewicht 50 g.

Temperatur 25° C.; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Medium	Versuchsdauer	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäure- abgabe pro Stunde und 100 St. Keim- linge in mg	Mittel für $\frac{J}{N}$
Luft	8 h 27' — 9 h 27'	15,45	27,10	0,607
	9 h 30' — 10 h	8,55	30,00	
Wasserstoff	11 h 30' — 12 h 30'	9,60	16,84	
	12 h 32' — 1 h 32'	10,20	17,89	
Luft	2 h 32' — 3 h 32'	16,35	28,68	

Ziehen wir die in Tabelle IV enthaltenen Werthe, welche das Verhältniss  $\frac{J}{N}$  für 4—5 Tage alte Lupinenkeimlinge bei 20 und 25° angeben, in entsprechend umgerechneter Form mit in Betracht, so erhalten wir folgende Uebersicht der gewonnenen Resultate:

Bei der Temperatur 20° beträgt der Quotient  $\frac{J}{N}$

für	3 Tage alte Lupinenkeimlinge	0,553,
„	4—5 „ „ „	0,583,
„	6 „ „ „	0,597,
„	9 „ „ „	0,639.

Bei der Temperatur 25° beträgt der Quotient  $\frac{J}{N}$

für	4—5 Tage alte Lupinenkeimlinge	0,515,
„	6 „ „ „	0,607.

Aus der Betrachtung dieser Zahlen und der Tabellen V—VIII geht nun Folgendes hervor:

1. Das Verhältniss zwischen der in normaler und intramolekularer Athmung gebildeten Kohlensäure bleibt für verschiedene Entwicklungsstadien ein und derselben Pflanzenspecies nicht constant, und zwar wird nach meinen Beobachtungen der Quotient  $\frac{J}{N}$  mit fortschreitender Entwicklung zu Gunsten der intramolekularen Athmung verändert.

2. Durch die mitgetheilten Versuche wird von Neuem die Thatsache bestätigt und bekräftigt, dass mit Sauerstoffentziehung die Kohlensäureproduction zwar sogleich sinkt, sich aber dann längere Zeit auf dieser Höhe constant erhält und bei Wiedierzufuhr von Sauerstoff alsbald auf die frühere Grösse zurückkehrt.

Wie schon im historischen Theil hervorgehoben wurde, ist durch diese empirische Erfahrung die Anschauung vollständig widerlegt worden, wonach die intramolekulare Athmung eine mit dem Absterben der Pflanzen im Zusammenhange stehende Erscheinung sein sollte. —

---

Anmerkung zu 1. Hiermit stimmen auch, wie wir oben gesehen haben, die Versuchsergebnisse Stich's (von Triticum abgesehen!) vollkommen überein.

III. Wie gestaltet sich das Verhältniss der Kohlensäuremengen, welche verschiedene Organe einer Pflanzenspecies bei normaler und intramolekularer Athmung erzeugen?

In einer im Jahre 1879 erschienenen Arbeit sucht Dragendorff<sup>1)</sup> die „Beziehungen zwischen chemischen Bestandtheilen und botanischen Eigenthümlichkeiten“ der Pflanzen nachzuweisen.

Den eigentlichen Kernpunkt der ganzen Frage, der offenbar in dem Gedanken liegt, dass sowohl für die Formverhältnisse der Organismen als auch für deren chemische Zusammensetzung in der lebendigen Zelle gewisse materielle Grundlagen gegeben sind, scheint Dragendorff übrigens nicht völlig erfasst zu haben.

Erst dem genialen Pflanzenphysiologen Sachs<sup>2)</sup> war es vorbehalten, die Lösung dieser Frage durch seine Aufsätze über „Stoff und Form der Pflanzenorgane“ in einer den heutigen Principien der Naturwissenschaften entsprechenden Weise anzustreben, indem er sich von der Grundanschauung leiten liess, „dass die organische Form nur der äusserliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sei, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen.“

Detmer<sup>3)</sup> hat sich dann weiter die Frage nach der Ursache der „Verschiedenartigkeit der Stoffwechselprocesse, wie eine solche ja thatsächlich im Organismus verschiedener Gewächse hervortritt“, vorgelegt, und seine theoretischen Erwägungen führten ihn zu der Annahme, dass dieselbe auf die ungleiche Natur der physiologischen Elemente oder lebendigen Eiweissmoleküle des Protoplasmas der verschiedenen Pflanzen zurückgeführt werden müsse.

Ebenso wie im Sinne der modernen Chemie die Reactionsfähigkeit (und auch die Krystallform) verschiedener chemischer Individuen durch deren chemische Constitution und materielle Substanz bedingt wird, so hängt auch nach der Hypothese Detmer's der chemische Charakter (und die morphologische Eigenthümlichkeit) der Pflanzen von der substantiellen Beschaffenheit der kleinsten lebendigen Protoplasmatheilen ab.

1) Dragendorff, Separatabdruck der „Pharmaceutischen Zeitschrift für Russland“ 1879.

2) Sachs, Arbeiten des bot. Instit. zu Würzburg, Bd. 2, S. 452—488 und S. 689—718. Vergl. auch: Kerner, Pflanzenleben, Bd. 2, S. 481.

3) Detmer, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 1883, S. 153 und Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. XII, S. 268.

Letztere sollen nach der Anschauung Detmer's in nahe verwandten Gewächsen einander sehr ähnlich, dagegen in systematisch weit auseinander stehenden Pflanzen von sehr verschiedener Beschaffenheit sein.

Wenden wir nun diese Hypothese auf die Beurtheilung des Verhältnisses der normalen zur intramolekularen Athmung an, so gelangen wir von vornherein zu der Annahme, dass sich das Verhältniss  $\frac{J}{N}$  für verschiedene Pflanzenspecies nicht immer<sup>1)</sup> gleichartig gestalten wird, da ja deren Protoplasma Unterschiede in seiner Constitution zeigt.

Für verschiedene Organe eines und desselben Pflanzenindividuums dagegen wird das Verhältniss  $\frac{J}{N}$  ein wenigstens nahezu übereinstimmendes sein müssen, indem eben unter Berücksichtigung der erwähnten theoretischen Anschauungen die chemische Natur des Protoplasmas in den verschiedenen Theilen einer Pflanzenart eine, wenn auch nicht völlig gleiche, so doch sehr ähnliche ist.

In der That haben die folgenden Experimente, welche ich zur Prüfung der ganzen Frage anstellte, Resultate ergeben, die den theoretischen Voraussetzungen in überraschender Weise entsprachen.

In Bezug auf die Methode bleibt nach dem früher ausführlich Erörterten nichts mehr zu erwähnen übrig.

Als Untersuchungsobjecte dienten Blüten- bzw. Laubblätter von *Calendula officinalis* und von der Rose „la France“.

Bei der Auswahl dieser Pflanzentheile wurde mit grösster Sorgfalt auf gleiches Entwicklungsstadium gesehen.

Um die zarten Objecte während der Versuchszeit genügend feucht zu erhalten, war der Boden des Respirationsgefässes mit einer ganz dünnen Schicht leicht angefeuchteter Glaswolle belegt worden.

Bemerkt sei hier noch, dass durch die normale Athmung der *Calendula*- und auch der Rosenblüthen eine relativ ansehnliche

---

1) Ich sage ausdrücklich „nicht immer etc.“, da die Möglichkeit vorliegt, dass das Verhältniss  $\frac{J}{N}$  bei verschiedenen Pflanzenspecies trotz verschiedener Natur ihrer physiologischen Elemente das gleiche ist. Dies wird z. B. eintreten können, wenn in Folge der Dissociation der lebendigen Eiweissmoleküle bei einer Pflanzenart grössere, bei einer anderen geringere Mengen stickstofffreier Zersetzungsproducte, die aber ihrer Natur nach gleich sind, entstehen.



Wärmebildung ( $1^{\circ}\text{C.}$ ) beobachtet werden konnte; während bei der intramolekularen Athmung dieser Versuchsobjecte nur eine äusserst minimale Erwärmung stattfand — eine Thatsache, die bekanntlich von Eriksson zuerst experimentell begründet worden ist. —

Tabelle IX.

Strahlenblüthen von *Calendula officinalis*.

Nur die zungenförmigen Blumenkronen, ohne Geschlechtsorgane, kamen zur Anwendung; Gewicht 30 g.

Temperatur $20^{\circ}\text{C.}$ ; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Medium	Versuchsdauer	Im Barytwasser absorbirt mg $\text{CO}_2$	Kohlensäure-abgabe pro Stunde und 100 g frischer Blüthen in mg	Mittel für $\frac{J}{N}$
Luft	9 h 31' — 10 h 31'	14,55	48,50	0,204
	10 h 33' — 11 h 33'	14,25	47,50	
Wasserstoff	1 h 27' — 2 h 27'	3,15	10,50	
	2 h 30' — 3 h 30'	2,85	9,50	
Luft	4 h 34' — 5 h 34'	15,60	52,00	
	5 h 36' — 6 h 36'	14,25	47,50	

Tabelle X.

Laubblätter von *Calendula officinalis*.

Die Laubblätter wurden von denselben Pflanzenindividuen abgenommen, die Tags zuvor die zu den Experimenten verwandten Strahlenblüthen geliefert hatten, und zwar gelangten immer nur die drei den Vegetationspunkten am nächsten stehenden Laubblätter zur Anwendung. Gewicht derselben 30 g.

Temperatur $20^{\circ}\text{C.}$ ; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Medium	Versuchsdauer	Im Barytwasser absorbirt mg $\text{CO}_2$	Kohlensäure-abgabe pro Stunde und 100 g Laubblätter in mg	Mittel für $\frac{J}{N}$
Luft	9 h 35' — 10 h 35'	15,60	52,00	0,219
	10 h 37' — 11 h 37'	14,55	48,50	
Wasserstoff	1 h 38' — 2 h 38'	3,30	11,00	
	2 h 41' — 3 h 41'	3,15	10,50	
Luft	4 h 57' — 5 h 57'	13,95	46,50	

Tabelle XI.

Blüthenblätter von der Rose „la France“.

Nur die innersten Cyklen der Kronenblätter, die alle von einem einzigen Strauche abstammten, wurden benutzt; Gewicht derselben 25 g.

Temperatur 20° C.; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Medium	Versuchsdauer	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäure- abgabe pro Stunde und 100 g frischer Blüthen in mg	Mittel für $\frac{J}{N}$
Luft	10 h 29' — 11 h 29'	18,00	72,00	0,527
	11 h 32' — 12 h 32'	17,40	69,60	
Wasserstoff	2 h 31' — 3 h 31'	9,30	37,20	
	3 h 34' — 4 h 34'	9,15	36,60	
Luft	5 h 43' — 6 h 43'	17,10	68,40	

Tabelle XII.

Laubblätter von der Rose „la France“.

Zu den Versuchen dienten nur die Fiederblättchen, die sämmtlich dem nämlichen Strauche entnommen wurden, von welchem auch die Blüthenblätter abgepflückt worden waren; Gewicht der Laubblätter 25 g.

Temperatur 20° C.; angewandtes Barytwasser 75 ccm.				
Medium	Versuchsdauer	Im Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäure- abgabe pro Stunde und 100 g Laub- blätter in mg	Mittel für $\frac{J}{N}$
Luft	9 h 39' — 10 h 39'	15,60	62,40	0,648
	10 h 41' — 11 h 41'	14,70	58,80	
Wasserstoff	1 h 31' — 2 h 31'	10,05	40,20	
	2 h 34' — 3 h 34'	10,05	40,20	
Luft	5 h 7' — 6 h 7'	16,20	64,80	

Werfen wir einen Blick auf die gewonnenen Resultate, so sehen wir, dass dieselben, wie schon oben bemerkt wurde, vollkommen unsere theoretischen Erwägungen bestätigen, indem sie lehren:

1. dass die verschiedenen Organe (hier Blüthen- und Laubblätter) einer Pflanzenspecies nahezu ein gleiches Verhältniss zwischen normaler und intramolekularer Athmung ergeben und

2. dass Organe verschiedener Pflanzenarten (hier Compositen und Rosaceen) bezüglich des Quotienten  $\frac{J}{N}$  ein recht differentes Verhalten zeigen.

Indessen möge ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die wenigen, hier mitgetheilten Versuche keineswegs Anspruch darauf machen können, unsere Frage definitiv gelöst zu haben, vielmehr muss es eingehenderen Untersuchungen vorbehalten bleiben, das oben angedeutete, höchst interessante Problem weiter zu verfolgen.

---

Vorliegende Arbeit wurde im landwirthschaftlich-physiologischen Laboratorium der Universität Jena im Sommersemester 1891 und Wintersemester 1891/92 unter Leitung des Herrn Professor Detmer ausgeführt.

Es sei mir zum Schlusse gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Detmer, meinen verbindlichsten Dank für die mir zu jeder Zeit bereitwilligst ertheilte freundliche Unterstützung auszusprechen.

---

# Ueber das Auftreten und die physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze.

Von

**Wilhelm Spatzier** aus Braunschweig.

Mit Tafel III.

---

## Geschichtliches.

Hinc eat, aut Raphanus postremo accumbat in orbe  
Mensa magis sapida, si sit onusta dape.

In caput et dentes, lумosoque igne in ocellos  
Saevit et hinc stomachus nauseat assidue.

Baptista Fiera: Coena de herbarum virtutibus<sup>1)</sup>.

Mit diesen Worten charakterisirt der bekannte mantuanische Arzt und Dichter des 15. Jahrhunderts die Eigenschaften und das Verhalten unseres gewöhnlichen Gartenrettigs. Aber was er sagt, gilt mehr oder weniger von allen Pflanzen der Cruciferen-Familie. Ihnen allen wohnt in allen Theilen — Samen, Wurzel, Stengel, Blatt u. s. w. — eine eigenthümliche schwach rettig- bis stark senfartige Schärfe inne, und diese Thatsache hat schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Kulturvölker auf diese Pflanzen gelenkt, ihnen Verwendung als Genuss- und Heilmittel verschafft und dadurch gleichzeitig ihren Anbau bedingt<sup>2)</sup>.

---

1) Coena Baptistae Fierae de herbarum virtutibus, et de medicae artis parte, quae in victus ratione consistit (sine loco et anno). In ähnlicher Weise, immer mit Hinweis auf die Schärfe, schildert Fiera noch folgende Cruciferen: Eruca, Armoracia, Rapa, Napus, Sinapis.

2) Columella giebt beispielsweise im 11. Buche „de re rustica“ ausführlich an, wie Rettig und Senf zu bauen ist.

So werden in den hippokratischen Schriften manche Cruciferen gegen die mannigfachsten Leiden empfohlen<sup>1)</sup>.

Auch erwähnen attische Lustspieldichter den Senf als wohlbekannte Substanz, die zwar zu Thränen und Gesichtsverzerrungen reizt, aber trefflich sich eignet, eine abgestandene Kost zu stärken und zu beleben<sup>2)</sup>.

Allen voran an Schärfe steht wohl *Sinapis nigra*, namentlich der Samen, und an ihm scheint Lefebre (1660) wahrscheinlich zuerst beobachtet zu haben, dass diese Schärfe auf der Anwesenheit eines flüchtigen Oeles, des Senföles, beruht<sup>3)</sup>. Jedenfalls war dieser Stoff aber Boerhave (1773) bekannt<sup>4)</sup>.

1) Vergl.: Dierbach, Die Arzneimittel des Hippokrates, Heidelberg 1824. „Der Kohl wird von den Hippokratikern im Allgemeinen für eine gesunde Nahrung angesehen, er habe eine gewisse Schärfe, mittelst welcher er auf den Stuhlgang wirke . . . und die galligen Unreinlichkeiten ausführe u. s. w.“ Als ähnlich wirkend wird auch der Rettig und die Kohlrübe angesehen. Ausserdem wird die Schärfe des Rettigs, namentlich die der Blätter, bei gichtischen Krankheiten empfohlen, auch gegen Lungenschwindsucht und gegen das Ausfallen der Haare soll Rettig wirksam sein (S. 35—37).

Der Waid, *Isatis tinctoria*, wurde mit Leinsamen zu Kataplasmen verwendet, die frischen Blätter wurden auf entzündete Stellen gelegt. Die Kresse, *Lepidium sativum*, fand gegen eine erkleckliche Anzahl der heterogensten Leiden Verwendung. Weniger häufig wird *Lepidium latifolium* erwähnt, wogegen *Sinapis nigra* und *alba* und in gleicher Weise *Eruca* in ausgiebigstem Maasse verwendet werden. Noch führt Dierbach einige Cruciferen als hippokratische Heilmittel auf, deren Identität mit den uns jetzt bekannten Arten indessen nicht hinlänglich festgestellt ist. In allen Fällen aber ist es die eigenthümliche Schärfe, der die Cruciferen bei Hippokrates oder seinen Schülern ihre Verwendung verdanken (S. 123—128).

2) Vergl.: Victor Hehn, Kulturpflanzen und Hausthiere, 3. Aufl., Berlin 1877, S. 185 und 186.

3) Vergl.: Roscoe und Schorlemmer, Lehrbuch der Chemie, III. Bd., 1. Thl., S. 974. Leider geben die Autoren nicht an, auf welche Stelle diese Vermuthung sich stützt.

4) Da der ausgezeichnete Boerhave, soviel ich finde, der Erste ist, der wissenschaftlich über das Phänomen der Senfölbildung nachgedacht hat, so mag hier eine wörtliche Wiedergabe seiner interessanten Beobachtungen und Deutungen folgen: „Sane mirabar olim, bono successu praescribi Oleum pressum seminum Sinapi contra acerrimos a calculo dolores. Mirari desii, quando oleum illud exploratum adeo dulce et mite se daret, quod in distillatione eorundem seminum tam acre apparet, et igneum vere. Et sane ne jam quidem mirari hanc rem satis possum, utcumque toties consideraverim. Cur enim hoc in oleo presso non adest acer odor, acutus sapor, qui ita excellit in oleis stillatis? cur acrimonia Spiritus

Auch folgende Thatsachen waren von ihm richtig aufgefunden worden, ohne dass er sie indessen zu erklären vermochte: das aus den Samen von *Sinapis nigra* gepresste fette Oel enthält das scharfe Princip nicht, bei der Destillation der Samen mit Wasser findet es sich hingegen im Destillat; durch Erwärmen verliert sich die Schärfe.

Eine genauere Untersuchung des scharfen Stoffes konnte natürlich erst nach der Reformation der Chemie durch Lavoisier geschehen. L. Thibierge<sup>1)</sup> giebt (1819) ausführlich an, wie man das flüchtige Senföl (*l'huile volatile*) aus einer wässerigen Emulsion des Mehles von *Sinapis nigra* durch Destillation gewinnen kann. Er entdeckte ferner, dass das Senföl schwefelhaltig ist, lässt aber die Frage offen, ob dieser Schwefel im Oel einfach gelöst oder an das-

---

*Rectoris, qui hospitatur in oleo, hic se non manifestat? sive aquam spectes, sive salem ipsumque spiritum, et ejus oleum, forte non tam apposite, ut Tibi promiseras ipse, respondebis.*

*Utique parum valde salis in hoc oleo reperitur. Et tamen de plantae singulari ingenio habet multum ut sensus docent. Recens interim quamdiu habetur miscela sui acre involvit, mitificat, obtundit in humoribus; fibras membranas, vasa, viscera, affricu sui laxat, flexilia reddit, emollit, duritiem, fragilitatem, tollit. Escharas mortuas, aridas humectat, lenit reddit separabiles a vivis per actiones vitales. Defendit in vulneribus nudatas partes, ne aer siccus illis noceat arefaciendo. Prohibet quoque tennes humores, ne per oscula aperta discolorum in vulnere vasculorum nimis exhalent, sicque extrema vascula corrumpant. Hinc est optimum ad recentia vivaque, vulnera auxilium, quo consolidentur brevi. Quin etiam Anodynum habetur summum, acria demulcendo, laxande stricta.*

*Sed quam notabilis est in oleis haece proprietas! qua tam cito, calore tantum septuaginta graduum, tantum a pristino degenerascunt ingenio, absque ulla omnino alieni admistione. Enim vero de crasso tenuis fit. De blando acre. De dulci amarescens. De insipido fere rancidum. De albo flavescens. De anodyno erodens. De laxante inflammans. Omnes quidem hae mutationes satis cito ita contingunt: paucis nempe diebus aestivo calore. At quantae mutationes! u. s. w.“* *Elementa Chemiae, quae anniversario labore docuit, in publicis privatisque scholis, Hermannus Boerhave. Tomus secundus. Lugduni Batavorum. 1732. Pars I. Processus XX.*

Boerhave hat, wie aus diesen Zeilen ersichtlich, eine Anzahl von Thatsachen richtig aufgefunden. Freilich stösst man auch auf manche längst als irrig erkannte physiologische Anschauung, beispielsweise ist die Annahme einer aromatica vis oder eines Spiritus Rector, eines flüchtigen Geistes, der herüberströmen soll auf die Riechnerven, unzulässig.

1) L. Thibierge, De la graine de moutarde noire, Journal de Pharmacie, Tome V, 1819, p. 439 ff.

selbe chemisch gebunden ist. Fast gleichzeitig zeigt A. Todd Thomson<sup>1)</sup>, welcher ein im Wesentlichen gleiches Verfahren wie Thibierge zur Gewinnung des Senföles angiebt, dass das im kochenden Wasser macerirte Senfmehl kein Senföl liefert, was übrigens Boerhave ebenfalls schon bekannt gewesen zu sein scheint.

In dem Senföl hatte der Chemiker einen äusserst interessanten Körper aufgefunden und die Zahl der Untersuchungen und Abhandlungen über dasselbe ist gross. Aber man findet in ihnen allen auffallend wenig physiologisch beachtenswerthe Angaben, die rein chemischen auf Ermittlung der Constitution und Synthese gerichteten Untersuchungen treten natürlich überall in den Vordergrund. Das Wichtigste daraus, besonders das, was für die Pflanzen-Physiologie von Interesse ist, habe ich in Folgendem zusammengestellt.

Boutron und Robiquet<sup>2)</sup> geben (1831) an, dass das wirksame Princip des schwarzen Senfsamens verschieden ist von dem des weissen, dass aber beide im Samen nicht präexistiren und sich nur bei Zutritt von Wasser bilden.

Th. Fauré<sup>3)</sup> (1831) hält ebenfalls das ätherische Senföl für nicht präexistent. Wasser ist zu seiner Bildung unumgänglich nöthig. Er vermuthet die Anwesenheit einer Substanz, welche an der Bildung des Senföles theilhaftig ist und unter deren Einfluss die Bildung ausschliesslich von Statten geht. Später<sup>4)</sup> gab er an, dass diese Substanz Pflanzen-Albumin sei. Durch Erhitzen auf 70° und darüber gerinne dasselbe, ebenso wie durch Alkohol, conc. Säuren u.s.w.; dann tritt aber auch keine Bildung von ätherischem Senföl mehr ein.

Fundamental für die Erklärung des Chemismus, der sich bei der Bildung des Senföles aus dem macerirten Samen abspielt, und bis heute allgemein anerkannt ist die Untersuchung von Bussy<sup>5)</sup> (1840). Zwei Stoffe sind nach ihm im schwarzen Senfsamen enthalten und diese liefern zusammengebracht mit Wasser das ätherische

1) Journal de Pharmacie, T. V, 1819, S. 448 (Note des rédacteurs).

2) Boutron und Robiquet: Sur la semence de moutarde. Journal de Pharmacie, T. 17, 1831, p. 279 ff.

3) Fauré: Sur les semences de moutarde noire. Ebenda S. 299.

4) Ebenda, T. 21, 1835, S. 464 ff.

5) Bussy, Sur la formation de l'huile essentielle de moutarde. Journal de Pharmacie 1840, T. 27, S. 39 ff. Deutsche Uebersetzung: Annalen der Chemie u. Pharm. Bd. 34, S. 223 ff.

Senföl. Der eine ist eine eigenthümliche Säure, die an Kali gebunden vorkommt, die Myronsäure, der andere ist ein eiweissähnlicher Körper, das Myrosin, wahrscheinlich derselbe, den schon Fauré als Pflanzen-Albumin ansprach. Für beide Stoffe giebt Bussy Methoden an, sie aus dem Samen darzustellen. Das Myrosin hat die meiste Analogie mit dem Emulsin, dem Ferment der bittern Mandeln, ohne dass hingegen beide sich in ihren Wirkungen vertreten können. Nur allein das Myrosin ist im Stande, das myronsäure Kali bei Anwesenheit von Wasser in der Weise zu zerlegen, dass sich Senföl bildet; man bemerkt dies, wenn man zwei klare, geruchlose Auflösungen dieser Substanzen mischt. Jedoch nicht augenblicklich wie das Präcipitat der Salzauflösungen tritt der Geruch hervor, sondern er entwickelt sich erst nach 5–6 Minuten, erst schwach, dann stärker und in seiner ganzen Intensität erst nach geraumer Zeit, je nach der Quantität der angewandten Substanz.

Zwar widersprachen den bestimmten Angaben Bussy's noch die Versuche einiger Chemiker, welche sich vergeblich bemühten, nach dem Verfahren von Bussy das myronsäure Kali darzustellen<sup>1)</sup>, aber Ludwig und Lange<sup>2)</sup> bestätigten zweifellos die Existenz dieses Glycosides, stellten auch die erste, freilich ungenaue empirische Formel für dasselbe auf, welche später von Will und Körner<sup>3)</sup> zu der noch heute angenommenen Form berichtigt wurde.

Mit der Feststellung dieser Thatsachen war ein tüchtiger Schritt vorwärts geschehen in der Erkenntniss der Bildung des Senföles: unter dem Einflusse des fermentartig wirkenden Myrosins wird eine wässrige Lösung von myronsäurem Kali zerlegt unter Bildung von ätherischem Senföl, Zucker und Kaliumbisulfat.

Die physiologisch wichtigste Frage aber, warum diese beiden Stoffe in der wasserreichen Pflanze nicht aufeinander wirken, oder auf welche Art und Weise beide Stoffe auseinander gehalten werden, blieb einstweilen unbeantwortet.

---

1) Simon in Pogg. Ann. Bd. 51, S. 383; Lepage in Journ. chim. méd. XX, S. 171; Thielau in Wittstein's Vierteljahresschrift für pract. Pharm. Bd. 7, S. 161.

2) Zeitschrift für Pharmacie Bd. III, S. 430, 577.

3) Will und Körner, Zur Kenntniss der Bildung des Senföles u. s. w., Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 125, S. 257.



In der Folge machte sich das eifrige Bestreben geltend, dieselben oder ähnliche Stoffe nachzuweisen in Pflanzen, die zerrieben ähnliche Stoffe exhaliren. So untersuchte Hubatka<sup>1)</sup> eingehend das Meerrettigöl. Er ist der Ansicht, dass das Oel hier Immediatbestandtheil der Pflanze ist, da der Geruch beim Zerreiben oder Zerschneiden augenblicklich entsteht. Die mit Wasser destillirten Meerrettigrhizome geben ein ätherisches Oel, von welchem Hubatka nachweist, dass es mit dem ätherischen Senföl identisch ist.

Simon<sup>2)</sup> unterwirft die vorzügliche Arbeit Bussy's einer Nachprüfung, ohne indessen wesentlich neue Daten zu bringen. Er beobachtet die eminente Aehnlichkeit des Oeles von *Cochlearia officinalis* mit dem Senföl, musste aber wegen der Differenz der Siedepunkte, beiläufig 8—10°, die Annahme einer völligen Identität aufgeben. Th. Werthheim<sup>3)</sup> untersuchte das flüchtige Oel von *Alliaria officinalis*. Im ersten Frühjahr, bevor die Blattvegetation noch stärker entwickelt ist, erinnert die Wurzel dieser Pflanze durch Geruch und Geschmack sehr deutlich an die Wurzel des Meerrettigs. Später macht sich mehr und mehr der Geruch nach Knoblauchöl geltend. Werthheim weist nun chemisch nach, dass das ätherische Oel der Wurzel in der That Senföl sei, während ihm der Nachweis des Knoblauchöles in den wurzelfreien Theilen nicht streng gelang.

A. W. Hofmann<sup>4)</sup> fand, dass das ätherische Rohöl von *Cochlearia officinalis* in seiner Hauptsache aus secundärem Butylsenföl besteht. Angeregt durch Geruch und Geschmack von *Tropaeolum majus*, unterwarf er auch das aus Kraut und Samen dieser Pflanze gewonnene flüchtige Oel einer chemischen Prüfung. Die Hauptfraction war schwefelfrei; die Analyse ergab, dass sie das Nitril der Alphetoluylsäure ist. Ebenso fand er im ätherischen Oel von *Nasturtium officinale* kein Senföl, sondern das Nitril der Phenylpropionsäure. Im *Tropaeolum*öl und im *Nasturtium*öl sind also nach Hofmann keine aromatischen Senföle, sondern statt dessen aromatische Nitrile auffindbar. Bei der engen Beziehung zwischen

---

1) Carl Hubatka, Ueber die Zusammensetzung des Meerrettigöles, Ann. d. Chemie u. Pharm., Bd. 47, S. 157 ff.

2) Simon, Ueber das ätherische Senföl des schwarzen Senfs, Pogg. Ann. der Physik und Chemie, 20. Bd., 1840, S. 377 ff.

3) Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 52, S. 52 ff.

4) Ber. d. d. chem. Ges. 1874, S. 509 ff.

beiden Körpergruppen drängte sich ihm auch die Frage auf, ob nicht doch etwa ursprünglich Senföle in den Pflanzen enthalten gewesen seien, welche erst während der Darstellung durch Entschwefelung in Nitrile übergegangen wären. Hofmann glaubt indessen diese Frage verneinen zu müssen, da die Umsetzung nur während der Destillationszeit hätte vor sich gehen können, während welcher die Senföle mit dem Metall der Destillationsgefäße in Berührung waren, die Umsetzung von Senfölen in Nitrile aber allgemein immer sehr langsam und unvollkommen vor sich gehe.

F. Pless<sup>1)</sup> sucht eine Pflanze, welche sowohl die Schwefel- und Schwefelcyanverbindung des Allyls zugleich enthält und prüft daraufhin die flüchtigen Oele einer Anzahl von Cruciferen. Kraut und Same von *Thlaspi arvense*, zerstoßen und mit Wasser kalt gemischt, geben ein Oel bei der späteren Destillation, das sich bei chemischer Untersuchung als ein Gemisch von Knoblauchöl und Senföl erweist. Beide Körper sind aber im Samen ebensowenig fertig gebildet, wie das Senföl im Samen von *Sinapis nigra*. Desgleichen hört die Fähigkeit sich zu bilden auf, wenn man den Samen auf 100° erhitzt oder mit Alkohol behandelt. Der weingeistige Auszug des Samenmehles hinterläßt beim Verdampfen eine krystallinische Masse, welche mit dem Samen von *Sinapis alba* und mit Wasser zusammengerieben Senföl, aber kein Knoblauchöl erzeugt. Im Oel von *Alliaria officinalis* fand Pless 0,9 Theile Senföl und 0,1 Theil Knoblauchöl, während im Oel von *Thlaspi arvense* nur 0,1 Theil Senföl sich vorfand. Senföl ohne Knoblauchöl konnte Pless gewinnen aus Samen und Kraut von *Iberis amara*, und in sehr geringer Menge auch aus Samen von *Capsella bursa pastoris*, *Raphanus*, *Raphanistrum* und *Sisymbrium officinale*. *Lepidium ruderales* liefert bei der Destillation mit Wasser ein schwefelhaltiges, senföliges, in conc. Schwefelsäure sich mit rother Farbe lösendes, flüchtiges Oel, welches ebenfalls in der lebenden Pflanze nicht vorgebildet ist. Ein ebensolches Oel liefern *Lepidium campestre* und *Lepidium sativum*. *Raphanus sativus*, die Samen von *Brassica Napus*, *Cochlearia*, *Draba*, *Cheiranthus annuus* liefern ein Oel, das sich einigermaßen vom Senföl unterscheidet, aber nicht näher untersucht wird.

Bis jetzt sahen wir Senföl zwar aus manchen Pflanzen sich

1) Annalen d. Chem. u. Pharm. Bd. 58, S. 36, 1846.

bilden, aber diese gehörten alle der Cruciferen-Familie an. Um so interessanter musste die Auffindung einer nicht zu dieser Familie gehörigen Pflanze sein, die ebenfalls Senföl liefert. Hirschberg fand, dass die frischen Wurzeln von *Reseda odorata* und *Reseda luteola* beim Zerschneiden einen deutlichen Meerrettigergeruch zeigen; eine daraufhin von Vollrath<sup>1)</sup> unternommene Untersuchung des aus den mit Wasser macerirten Wurzeln durch Destillation gewonnenen flüchtigen Oeles bewies, dass dies Oel in der That Schwefelcyanallyd (äther. Senföl) sei.

Alle bis jetzt angeführten Untersuchungen haben das gemeinsam, dass sie sich gar nicht oder nur ganz nebenbei mit der lebenden Pflanze beschäftigen: durch Maceriren der Pflanze mit Wasser, durch Destilliren, Erhitzen, Ausfällen mit Alkohol, kurz durch die zahllosen, rein chemischen Operationen gelang es, einen eiweissartigen Körper, das Myrosin, und glycosidartige Verbindungen aus den todtten Pflanzenkörpern darzustellen und zu zeigen, dass diese Körper, mit Wasser zusammengebracht, Zersetzungsproducte liefern, die gleich oder ähnlich sind denen, die man unter geeigneten Bedingungen auch aus den getödteten Pflanzen direct erhalten kann. So interessant und nutzbringend es nun auch an sich ist, den zahllosen Wandlungen zu folgen, die der Chemiker mit diesen Stoffen vornimmt, für den Pflanzenphysiologen ist das alles doch nur von secundärer Bedeutung; er bedarf ganz anderer Forschungsmethoden. — In erster Linie fesseln nur die Stoffe seine Aufmerksamkeit, die er im lebenden Organismus direct auffinden kann; die eine Seite physiologisch-chemischer Forschung ist demnach, festzustellen, welche Stoffe Immediatbestandtheile der lebenden Pflanze und inquant in ihr enthalten sind. Dieser Untersuchung thürmen sich aber meist grosse Schwierigkeiten entgegen, die ihren Grund darin finden, dass jeder, auch der geringste Eingriff in das Leben der Pflanze oft auch sofort von einer stofflichen Veränderung begleitet ist, es mithin dann schon zur Unmöglichkeit geworden ist, die Präexistenz eines Stoffes in der normalen Pflanze mit absoluter Sicherheit darzuthun. Nur selten gelingt es, den Stoff direct zu beobachten, meist muss eine geschickte Combination chemischer und physikalischer Eingriffe zum Ziele führen und die Antwort gleichsam

---

1) Arch. d. Pharm., II. R., B. 148, S. 156 f., 1871.

erzwingen. Von diesen Gesichtspunkten aus bedarf übrigens ganz allgemein das grosse Heer der unter dem Sammelnamen „Pflanzenstoffe“ zusammengefassten Zersetzungsproducte, die man aus Pflanzenleichen darzustellen gelernt hat, einer gründlichen Revision.

Die zweite Seite physiologisch-chemischer Forschung hat die erste zur Voraussetzung und ist daher noch schwieriger zu betreten. Sie sucht zu ermitteln, wie die im lebenden Organismus oder im leblosen, aber doch lebensfähigen Samen mit Sicherheit aufgefundenen Immediatbestandtheile im lebenden Organismus aufeinander einwirken. Denn schon bricht sich mehr und mehr die Anschauung Bahn, dass der Verlauf chemischer Processe ganz anders sich gestaltet im engen Raum der Zelle, oder gar in den engsten Poren und Kanälen der lebenden Substanz des Protoplasma, dem complicirtesten aller Stoffgemenge, als im Kolben des Chemikers.

Myrosin und Glycoside hatte man gelernt aus dem Senfsamen darzustellen und ihre Einwirkung aufeinander ausserhalb der Pflanze erforscht; es wäre nun die Aufgabe des Pflanzenphysiologen gewesen, auszumitteln, ob diese Stoffe Immediatbestandtheile der Cruciferen sind oder nicht und ob sich die Zersetzung in derselben Weise innerhalb wie ausserhalb der Pflanze vollzieht. Aber solche Untersuchungen gelangten nicht zur Ausführung, obwohl schon im Jahre 1865 Thomé<sup>1)</sup> einen Anstoss dazu gegeben hatte. Er sprach nämlich auf Grund einiger mikrochemischer Reactionen und unzweideutiger Versuche die Behauptung aus, dass das dem Myrosin in mancher Beziehung so überaus ähnliche Ferment der bittern Mandeln, das Emulsin, ausschliesslich auf die wenig differenzirten Gefässbündelanlagen im Samen localisirt sei. Diese Untersuchung blieb jedoch vereinzelt und regte nicht zu einer Prüfung des Senfsamens auf Myrosin an. Und noch im Jahre 1881 schrieb Pfeffer<sup>2)</sup>:

„Wie es kommt, dass z. B. in Mandeln oder Senfsamen die Fermente Emulsin resp. Myrosin, ohne Wirkung auf Amygdalin resp. myronsaures Kali bleiben, ist noch nicht aufgeklärt. Thomé's Annahme, das Amygdalin sei in den parenchymatischen Zellen der Samenlappen, das Emulsin in Gefässbündelelementen enthalten, dürfte wohl nicht zutreffen. Wenn eine räumliche Trennung massgebend

1) Botan. Zeitung 1865, 23. Jahrg., S. 240.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. I, S. 307, Lpz. 1881.

ist, möchte vielleicht das Amygdalin im Zellsaft, das Emulsin im Protoplasma zu suchen sein.\* Später ist jedoch durch Johannsen<sup>1)</sup> die Thomé'sche Ansicht in allen Punkten bestätigt worden. Nach der Pfeffer'schen Ansicht musste das Myrosin im Plasma, das Kaliummyronat, überhaupt das Glycosid bei den Cruciferen, im Zellsaft anzunehmen sein.

Einer Entdeckung, anatomisch-histologischer Art, müssen wir aber hier gedenken, die zunächst auf Grund einer irrigen Deutung mit unserm Gegenstand nichts zu thun zu haben scheint. Gelegentlich einer Untersuchung des Blattes der Crucifere *Moricandia arvensis* fand Heinricher<sup>2)</sup> in das subepidermale, chlorophyllführende Parenchym chlorophyllfreie Zellen eingestreut. Der Inhalt dieser Idioblasten war wasserhell, er gerann beim Kochen des Schnitts oder auf Zusatz von Alkohol, färbte sich mit Millon's Reagens intensiv roth und zeigte auch sonst eine auffallende Uebereinstimmung mit Pflanzeiweiss, obgleich auch einige charakteristische mikrochemische Eiweisssreactionen Heinricher nicht oder nur unvollkommen gelangen. Heinricher bezeichnete diese Zellen seiner Auffassung gemäss als „Eiweissschläuche“. In einer gründlichen anatomischen Untersuchung<sup>3)</sup> der Cruciferen auf diese histologischen Elemente hin, fand er, dass die Eiweissschläuche fast ausnahmslos allen Cruciferen zukommen, somit ein dieser Pflanzenfamilie eigenthümliches histologisches Element bilden. Phylogenetisch brachte Heinricher die Eiweissschläuche mit den Milchröhren der Papaveraceen in Verbindung. Aber die Idioblasten als Eiweissdepots oder gar als die Hauptproductionsräume für Eiweiss anzusehen, ist, wie schon gesagt, nicht zutreffend.

Guignard<sup>4)</sup> blieb es vorbehalten, den wahren Werth dieser Zellen festzustellen. Er zeigte, dass die Idioblasten kein Eiweiss, sondern das albuminoide Myrosin enthalten. Die Zellen sind demnach als Myrosinschläuche zu bezeichnen. Diese Behauptung basirt auf folgenden Beobachtungen: Die Lage der Idioblasten ist nicht bei

1) Johannsen, Ann. d. sc. nat., sér. VII, T. VI, 1887, p. 126.

2) Ber. d. d. bot. Ges., Jahrg. 1884, Bd. II, Heft 10. (Vorl. Mitth.)

3) Heinricher, Die Eiweissschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente der Rhoeadineen-Reihe, Mitth. d. bot. Inst. z. Graz, I. Bd.

2) Guignard, Sur la localisation des principes qui fournissent les essences sulfurées des Crucifères, Comptes rendus de l'Acad. d. Sc., T. 111, p. 249 u. 920.

allen Cruciferen eine regellos im Parenchym zerstreute; bei vielen treten sie im Parenchym überhaupt nicht auf, sondern sind ausschliesslich an den Verlauf der Gefässbündel gehalten. Isolirt man daher aus einem Blatt- oder Stengelstück einer solchen Pflanze sämtliche Gefässbündel und mit diesen gleichzeitig die Idioblasten, so ist der Rest des Gewebes idioblastenfrei. Eine solche Pflanze, bei der ausschliesslich die Gefässbündel von Idioblasten umgeben sind und welche obendrein das Glycosid, Kaliummyronat, nicht enthält, also auch kein Senföl bilden kann, ist *Cheiranthus Cheiri*. Aus dieser Pflanze isolirte Guignard die Gefässbündel und bestreute diese und den Rest des Gewebes mit myronsaurem Kali: nur die Gefässbündelparthie entwickelte Senföl, nicht aber die idioblastenfreien Gewebe. — Nur sehr wenigen Cruciferen fehlen die Myrosinschläuche gänzlich, z. B. *Capsella bursa pastoris*; diese entwickeln mit Kaliummyronat zerrieben kein Senföl. — Die wichtigsten Resultate der beiden etwas aphoristischen Mittheilungen Guignard's sind etwa folgende:

1. Die von Heinricher im Samen und im Kraut der Cruciferen aufgefundenen Idioblasten enthalten ausschliesslich das Myrosin und sind als Myrosinschläuche zu bezeichnen.

2. Die Lage der Myrosinschläuche im Samen entspricht stets der Lage in den vegetativen Organen; treten sie als Gefässbündel-elemente im Stengel, Blatt oder in der Wurzel auf, so sind sie auch stets als Begleiter der Procambiumstränge im Samen anzutreffen; liegen sie zerstreut im Parenchym der vegetativen Organe, so liegen sie auch zerstreut im Parenchym der Kotyledonen und der *Radicula* des Samens.

3. In der grossen Mehrzahl der Fälle findet man Glycosid und Ferment im Embryo. Doch kommen Ausnahmen vor: bei *Lunaria* und *Matthiola* steckt das Ferment in der Samenschale, das Glycosid im Embryo; das Tegument von *Sinapis alba* enthält geringe Spuren von Ferment und Glycosid.

4. Der Gehalt an Ferment und Glycosid ist je nach Species verschieden.

5. Fast ausnahmslos alle Cruciferen enthalten Myrosin und zwar stets mehr<sup>1)</sup>, als zur vollständigen Spaltung des in der Pflanze gleichzeitig enthaltenen Glycosids erforderlich ist.

1) Es hat daher keinen Sinn, bei der Bereitung des Senföls aus dem Samen von *Sinapis nigra* einen Zusatz von *Sinapis alba* zu geben, welcher frei von Kalium-

Auf Veranlassung von Herrn Professor Dr. Frank habe ich mich längere Zeit mit einer physiologischen Untersuchung der Myrosinschläuche in Samen und Kraut der Cruciferen beschäftigt, auch habe ich die Existenz des bis jetzt ausschliesslich für die Cruciferen nachgewiesenen Fermentes in einigen andern Familien dargethan. Vorkommen, Art und Wirkung der Glycoside habe ich nur insoweit berücksichtigt, als es für den Nachweis des Myrosins erforderlich war. Um allzu häufige Wiederholungen im folgenden Theile dieser Arbeit zu umgehen, fasse ich zum Schluss dieser historischen Uebersicht kurz all' unsere gegenwärtige Kenntniss vom Myrosin zusammen.

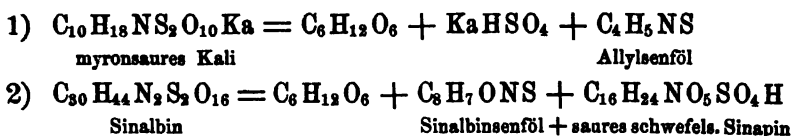
Das Myrosin ist ein eiweissartiger Körper, der bislang nur im Samen und Kraut fast aller Cruciferen in besonderen Zellen, den Myrosinschläuchen, aufgespeichert gefunden wurde. Eine Reindarstellung des Myrosins ist bis jetzt nicht gelungen, noch weniger ist seine Constitution bekannt. Sicher ist, dass es stickstoffhaltig ist. Durch Extrahiren des Samenmehles von *Sinapis alba* mit Wasser erhält man eine Lösung, die reich ist an Myrosin, aber auch andere Stoffe enthält. Durch mehrmaliges Ausfällen mit Alkohol und Wiederauflösen mit Wasser kann man die fremden Bestandtheile einigermassen eliminiren. Heisses Wasser, Alkohol, Säuren u. s. w. fällen Myrosin und machen es unwirksam gegen Glycoside; mehrtägige Einwirkung kalten Wassers löst es auf und macht die Lösung wirksam. Kälte zerstört die Wirksamkeit des Myrosins nicht<sup>1)</sup>. Mit dem ihm nahe verwandten Emulsin, dem Ferment der bitteren Mandeln, wird es zu den glycosidspaltenden Fermenten gezählt. Nur

---

myronat, aber reich an Myrosin ist. Schon Cassebaum giebt an (Pharmaceutisches Centralblatt, 1849, 20. Jahrg., S. 110—111 und Arch. d. Pharm., 2. R., Bd. 54, S. 301), dass man keine reichlichere Ausbeute an Senföl erhalte, wenn man zu dem schwarzen Senf einen Zusatz von weissem mache: ein Gemisch von 1 Theil schwarzem Senf mit  $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$  weissem Senf giebt nur eine, der Quantität des angewandten schwarzen Senfs entsprechende Menge des ätherischen Oeles.

1) Vergl.: Ernst Schmidt, Zur Kenntniss der Bildung des Allylsenföles, Ber. d. d. chem. Ges., 10. Jahrg., 1877, S. 187 u. 188. Schmidt prüft die Einwirkung des Myrosins auf Kaliummyronat bei einer Temperatur von 0°, also beide in Schneewasser gelöst. Es vollzieht sich auch hier die Zerlegung der Myronsäure unter Bildung von Allylsenföl, wie an dem intensiven Geruch zu erkennen ist. Gleichzeitig bilden sich aber auch kleine Mengen des isomeren Rhodanallyls, wie durch die Eisenchloridreaction nachgewiesen wird.

zwei Glycoside sind indessen bis jetzt sicher bekannt, die das Myrosin zu spalten vermag: myronsaures Kali im schwarzen Senf und einigen anderen Pflanzen und Sinalbin im weissen Senf. Die Zersetzung soll nach folgenden Formeln vor sich gehen:



Die Zersetzung erfolgt hiernach ohne directe Mitwirkung von Wasser, was sonst bei Fermentwirkungen Regel ist. Diesen Processen analog werden wahrscheinlich alle die verlaufen, welche zur Bildung zum Theil unbekannter ätherischer Cruciferenöle aus unbekannten Glycosiden führen. Nicht streng im Sinne eines Fermentes wirkt Myrosin insofern, als zwar sehr grosse, aber doch nicht unbegrenzte Quantitäten Glycosid von ihm gespalten werden können. Nebenbei bemerkt, kann das Emulsin der bitteren Mandeln 40mal so viel Glycosid spalten, als in den Mandeln enthalten ist. Für das Myrosin liegt eine analoge Angabe nicht vor.

## I. Die Methode zum Nachweis des Myrosins.

Wie schon im historischen Theile dieser Arbeit angeführt wurde, kommt dem Enzym Myrosin die Fähigkeit zu, das Glycosid Kaliummyronat in ätherisches Senföl (Allylthiocarbimid), Traubenzucker und Kaliumbisulfat zu spalten. Da nun das ätherische Senföl sehr leicht und unverkennbar durch Geruch und Geschmack wahrnehmbar ist, so kann man das Glycosid zum qualitativen Nachweis des Myrosins als Reagens gut verwenden. Gesetzt, es solle geprüft werden, ob ein bestimmtes Organ einer bestimmten Pflanze — nur um solche handelt es sich hier — myrosinhaltig sei oder nicht. Ich schlage dann folgenden, stets zum Ziele führenden Weg ein: Die betreffenden Pflanzentheile werden sehr fein zerkleinert und mit Wasser angerührt; die Emulsion wird bei mässiger Temperatur — etwa 30° — in geschlossenem Gefäss sich selbst überlassen. Nach einiger Zeit — etwa 2—3 Stunden — wird der Geruch derselben



geprüft. Sollte sie geruchlos sein oder jedenfalls nicht den charakteristischen Geruch nach Senföl zeigen, so werden einige Körnchen myronsaures Kali hinzugefügt, welche sich darin auflösen. Nach einiger Zeit wird wiederum geprüft, ob sich Senföl entwickelt hat oder nicht. In ersterem Falle hat sich das Glycosid zersetzt und da bis jetzt kein anderes Ferment, überhaupt kein anderer hier in Frage kommender Körper bekannt ist, der Kaliummyronat in Senföl u. s. w. spaltet, so ist hiermit die Anwesenheit des Myrosins in der Pflanze bewiesen. Bleibt hingegen die Emulsion auch jetzt noch geruchlos, so ist natürlich kein Myrosin darin enthalten.

Macht sich aber schon vor Hinzufügung des myronsauren Kali zu der Emulsion der Geruch nach Senföl bemerkbar, so sind folgende zwei Fälle möglich: Erstens, das Senföl ist als solches präexistent in der Pflanze und auf andere Weise als durch Spaltung von myronsaurem Kali — etwa durch die Lebensthätigkeit des Protoplasma entstanden, oder nach den untersuchten Organen aus anderen Organen hineschafft; dann kann das Myrosin fehlen. Zweitens kann die Pflanze beide Componenten, Myrosin und myronsaures Kali, enthalten, und aus ihnen bildet sich bei oben angegebener Behandlung das Senföl, welches also nicht präexistent in der Pflanze enthalten ist. Jedenfalls aber geräth man in Zweifel, wenn die mit Wasser macerirten Pflanzentheile Senföl exhaliren, ob nun in denselben Myrosin enthalten ist oder nicht. Ich verfare dann folgendermassen: Die an sich senfölarig riechende Emulsion wird in offenem Gefäss bei gelinder Wärme so lange digerirt, bis keine Spur von Senföl mehr wahrnehmbar ist. Alsdann wird Kaliummyronat hinzugefügt, das Gefäss verschlossen und nach einiger Zeit geprüft, ob eine Zersetzung des Glycosids erfolgt ist oder nicht. Tritt der Geruch nach Senföl auf, so ist auf die Anwesenheit von Myrosin in der Pflanze zu schliessen, tritt er nicht auf, so fehlt das Myrosin. Häufig empfiehlt es sich nicht, zu der Emulsion das Glycosid hinzuzufügen, sondern jene erst zu filtriren und das Filtrat zur Prüfung zu verwenden. Namentlich ist dies anzurathen, wenn es sich um sehr schleimige Emulsionen, wie solche viele Samen von Cruciferen liefern, handelt; oder auch dann, wenn der Geruch nach Senföl nicht verschwinden will. Das Myrosin ist bekanntlich leicht löslich in Wasser und ist daher in diesem Falle anzunehmen, dass eine genügend grosse Menge ins Filtrat übergegangen ist.

Das ganze Verfahren wird kurz und übersichtlich in folgender Tabelle wiedergegeben.

Die zu untersuchende Pflanze wird mit Wasser zu einer Emulsion zerrieben. Der Geruch der Emulsion ist:

A. Nicht senförlartig.

Man fügt Kaliummyronat hinzu. Der Geruch wird

- |                        |                     |                      |
|------------------------|---------------------|----------------------|
| 1. senförlartig,       | } die Pflanze ist { | myrosinhalzig,       |
| 2. nicht senförlartig, |                     | nicht myrosinhalzig. |

B. Senförlartig.

Man digerirt bei mässiger Temperatur bis zum totalen Verschwinden des Senföles und fügt dann erst Kaliummyronat hinzu. Der Geruch wird

- |                        |                     |                      |
|------------------------|---------------------|----------------------|
| 1. senförlartig,       | } die Pflanze ist { | myrosinhalzig,       |
| 2. nicht senförlartig, |                     | nicht myrosinhalzig. |

Man könnte geneigt sein, diesem Verfahren den Vorwurf zu machen, dass es, da wesentlich der Geruch als Kriterium benutzt wird, der wünschenswerthen Schärfe ermangelt. Dieser Einwurf ist aber (wie ich mich überzeugte) nicht gerechtfertigt, wie folgende Proben beweisen:

Ich löste 0,053 g eines von mir aus dem Samen von *Sinapis alba* dargestellten, noch unreinen Myrosins in 250 cm<sup>3</sup> Wasser und fügte einige Körnchen Glycosid hinzu. Das Gefäss wurde, gut verschlossen, einige Stunden bei mässiger Temperatur stehen gelassen. Es hatten sich dann sehr deutlich wahrnehmbare Mengen von Senföl gebildet.

Ein Tropfen Senföl wurde in 10 cm<sup>3</sup> Alkohol gelöst, davon 1 cm<sup>3</sup> mit 500 cm<sup>3</sup> Wasser verdünnt. Man konnte hierin noch unverkennbar das Senföl durch den Geruch wahrnehmen.

Hiermit in Einklang steht auch die Thatsache, dass man deutlich die offenbar ganz minimalen Mengen Senföl wahrnehmen kann, welche ein einziges Samenkorn von *Sinapis nigra* zu entwickeln vermag. Es empfiehlt sich übrigens, die Prüfungen in denjenigen Fällen, wo es sich um die Feststellung neuer myrosinhalziger Pflanzenarten handelt, in genügend grossen Zeitintervallen vorzunehmen, da die Geruchsnerven sehr bald durch das Senföl abgestumpft werden, ebenso sind bei der Prüfung andere Riechstoffe, Tabaksrauch u. dgl. fern zu halten.

## II. In welchen Pflanzen und Pflanzentheilen kommt Myrosin vor?

Es konnte natürlich nur eine verhältnissmässig kleine Zahl von Familien auf das Vorhandensein von Myrosin geprüft werden, so dass die Vermuthung nahe liegt, dass sich das Enzym auch noch in anderen als den hier angegebenen wird auffinden lassen. Bislang war es nur in der Familie der Cruciferen aufgefunden worden; von dieser aber hat Guignard nachgewiesen, dass es in ihr ganz allgemein verbreitet ist. Ich selbst habe in der vorhin angegebenen Weise noch mehr Gattungen und Arten geprüft und kann bestätigen, dass sich fast immer das Myrosin nachweisen liess. Ganz vereinzelte Ausnahmen, in denen der Nachweis nicht mit Sicherheit gelang, kann man eher noch auf zu geringe Mengen, als auf totales Fehlen des Enzyms zurückführen.

Die Zersetzung des zugefügten Glycosids tritt oft erst nach geraumer Zeit ein; namentlich in den Fällen, wo Pflanzenschleime das Zusammenkommen von Glycosid und Enzym hindern. Beispielsweise trat die Zersetzung bei den Samen von *Camelina sativa* erst nach ca. sechs Stunden deutlich hervor.

Der schon von Vollrath wahrgenommene Geruch der Wurzeln von *Reseda odorata* und *lutea* nach ätherischem Senföl forderte zu einer Prüfung der Resedaceen auf Myrosin auf. Ich fand zunächst, dass ausser diesen beiden Arten alle übrigen der Gattung *Reseda* den senföartigen Geruch zeigen; und zwar nur in den Wurzeln verräth sich die Anwesenheit von Senföl, alle übrigen Theile sind frei davon. Ich prüfte daher zunächst die Wurzeln, ohne indessen auch nur eine Spur von Myrosin nachweisen zu können. Nachdem sämtliches Senföl aus den zerkleinerten Wurzeln entwichen war, konnte selbst nach reichlicher Hinzufügung einer wässerigen Lösung von Kaliummyronat keine weitere Bildung von Senföl wahrgenommen werden. Die Wurzeln enthalten mithin kein Myrosin. Anders hingegen steht es mit den grünen Theilen. Hier lässt sich mit Leichtigkeit Myrosin in Stengel und Blättern nachweisen, obwohl, wie schon bemerkt, gerade diesen Theilen das Senföl fehlt. Ja man kann hier sogar den Sitz des Myrosins noch näher angeben. Zieht man nämlich von einem Stück Stengel oder Blatt — am besten

eignet sich hierzu ein dickes, fleischiges Blatt, an dem die Operation ganz leicht auszuführen ist — sorgfältig die Epidermis ab, bestreut beide Theile, die Epidermis und den Rest, mit einem Körnchen Kaliummyronat und bringt sie einzeln auf die Zunge, so zeigt nur die Epidermis den Geschmack nach Senföl, der epidermisfreie Theil aber nicht. Bei *Reseda* ist also die Epidermis der Sitz des Myrosins. Wir kommen später hierauf noch zurück.

Untersucht wurden schliesslich noch die Samen von *Reseda odorata*. Das trockene Pulver ist an sich geruchlos; mit Wasser angerührt entwickelt es nach längerer Zeit schwach, aber deutlich Senföl. Nach Hinzufügung von myronsaurem Kali wird die Entwicklung bedeutend stärker. Es enthält also Myrosin. Es wird hiernach für die Gattung *Reseda* folgende Thatsache festgestellt: es enthalten

die Wurzeln . . . . .	Senföl, kein Myrosin, myronsaures Kali;
die epidermisfreien, oberirdischen Theile	kein Senföl, kein Myrosin, kein myronsaures Kali;
die Epidermis der oberirdischen Theile	kein Senföl, Myrosin, kein myronsaures Kali;
die Samen . . . . .	kein Senföl, Myrosin, myronsaures Kali.

Da in den neueren Pflanzensystemen die *Resedaceen* die Uebergangsgruppe von den *Rhoeadineen* zu den *Parietalen* bilden, und somit die *Violaceen* nicht allzu fern stehen, so hielt ich es für angezeigt, den letzteren meine Aufmerksamkeit zuzuwenden. In der That fand ich denn auch, dass die Samen von *Viola* nicht unbedeutende Mengen von Myrosin, aber kein myronsaures Kali enthalten. In den vegetativen Theilen von *Viola odorata* konnte trotz mehrfacher Prüfung kein Myrosin aufgefunden werden.

Der kressenartige Geruch und Geschmack der *Tropaeolaceen* lud ebenfalls zu einer Prüfung auf Myrosin ein. Aber trotzdem Blätter und Stengel von *Tropaeolum majus* deutlich den Geruch des von Hofmann untersuchten und im Wesentlichen als Alphetoluylsäure-Nitril erkannten ätherischen Oeles zeigen, so war eine Untersuchung auf Myrosin doch resultatlos. Dagegen gelang es in den Samen dieser Pflanze das Enzym sicher nachzuweisen. Die zerkleinerten, an sich geruchlosen Samen wurden mit Wasser ange-

rührt; es entwickelte sich sehr bald ein dem Senföl auf Augen und Nase nicht unähnlich wirkendes Gas, welches wahrscheinlich ebenfalls im Wesentlichen aus dem Nitril der Alphetoluylsäure besteht. Jedenfalls ist das Gas aber kein ätherisches Senföl, da es keinen Schwefel enthält, wovon ich mich durch folgenden Versuch überzeugte, der auf einem von Pincus<sup>1)</sup> zur Nachweisung sehr kleiner Mengen Senföles empfohlenen Verfahren beruht. Ich leitete das sich aus den Samen entwickelnde Gas in heisse, alkoholische Kalilösung und prüfte mit Nitroprussidnatrium auf etwa gebildetes Schwefelkalium, das Resultat war negativ. Das Gas enthält kein Senföl. — Nachdem die Emulsion des Samenmehles vollständig geruchlos geworden, fügte ich Kaliummyronat hinzu, worauf sich ätherisches Senföl entwickelte. Damit ist die Anwesenheit des Myrosins in den Samen von *Tropaeolum* bewiesen.

### III. Genauere Untersuchung der myrosinhaltigen Pflanzen.

#### A. Die Myrosinschläuche der Cruciferen.

Für die Cruciferen ist die Localisation des Myrosins in gewissen Zellen, den Myrosinschläuchen, bewiesen durch Guignard's schon im geschichtlichen Theile angeführte Untersuchung. Eine sehr ausführliche topographisch-anatomische Beschreibung der Myrosinschläuche giebt der Entdecker Heinricher, welcher indessen ihren physiologischen Werth nicht richtig erkannt hat. In Folgendem ist alles, was physiologisch von Interesse ist, zusammengestellt und durch eigene Beobachtungen und Versuche ergänzt.

#### 1. Die Myrosinschläuche in den vegetativen Organen.

a) *Reactionen.* Zur Feststellung der Reactionen benutzte ich Längsschnitte aus dem Rhizom von *Cochlearia Armoracia*, gelegentlich wurden dieselben aber auch an den Myrosinschläuchen anderer Cruciferen geprüft. Die Myrosinschläuche von *Cochlearia Armoracia*

---

1) Jahresbericht für pr. Chemie, Bd. 78, S. 112.

sind meist in besonders reichem Maasse mit Inhalt erfüllt und schön ausgebildet, so dass sie sich gut eignen, um sich mit denselben bekannt zu machen.

**Wasser.** Schnitte, in Wasser von gewöhnlicher Temperatur gebracht, zeigen keine Veränderung der Myrosinschläuche, selbst nicht nach langandauernder Einwirkung. Die Zellen sind selbst bei Uebung schwer von den Nachbarzellen zu unterscheiden. Näheres hierüber wird später angegeben werden. An Schnitten, die  $\frac{3}{4}$  Stunden lang in Wasser von einer Temperatur niedriger als  $60^{\circ}$  gelegen hatten, war keine Veränderung wahrnehmbar. Bei  $63^{\circ}$  war schon nach wenigen Minuten der Beginn der Coagulation des Zellinhaltes zu bemerken. Wasser von  $65^{\circ}$  bewirkt fast momentan die Gerinnung des Myrosins. Dieselbe erfolgt in der Weise, dass sich aus der vollkommen klaren Lösung des Myrosins im Lumen der Zelle kleine, hellgraue oder bräunlichgelbe Körnchen ausscheiden, welche die ganze Zelle erfüllen, sie undurchsichtig machen und sie nun unter den übrigen Zellen leicht erkennen lassen. Das Coagulat wird um so grosskörniger, je langsamer die Steigerung der Temperatur geschieht. Es ist in Wasser, Aether, Alkohol unlöslich; von Kalilauge wird es rapide gelöst. Glycerin löst es nach langer Einwirkung, weshalb man bei Dauerpräparaten Glycerin nicht als Einchlussmittel verwenden darf.

**Einfluss der Kälte.** Schnitte, in Wasser auf dem Objectträger zum Gefrieren abgekühlt, zeigen an den Myrosinschläuchen keine Veränderungen, die sie von den Nachbarzellen unterscheiden. Der gefrorene Zellinhalt ist hell geblieben und nimmt beim Auftauen wieder seine normale Beschaffenheit an. An allen Zellen ist eine schwache Plasmolyse bemerkbar. Die Abkühlung wurde bis auf  $-13^{\circ}$  getrieben.

In ähnlicher Weise wie heisses Wasser wirkt auch der Funkenstrom eines Inductionsapparates auf den Inhalt der Myrosinschläuche. Derselbe ist nach wenigen Augenblicken wahrscheinlich in Folge der Temperaturerhöhung vollständig zur Coagulation gebracht.

**Alkohol.** Absoluter und verdünnter Alkohol bringt das Myrosin der Myrosinschläuche zum Gerinnen.

**Säuren.** Allgemein bringen Mineralsäuren mässiger Concentration und auch organische Säuren Gerinnung des Myrosinschlauchinhaltes hervor.

Conc. Schwefelsäure fällt den Inhalt und färbt ihn nach einiger Zeit purpurroth, namentlich nach gelindem Erwärmen. Es ist das die Eiweisreaction bei Anwesenheit von Zucker. Und sofort drängt sich die Frage auf, woher stammt dieser Zucker? Ist er in der Zelle inquilin, oder wird er durch die Einwirkung der Schwefelsäure auf die Cellulose oder auf das Glycosid gebildet. Ich habe all' die üblichen mikrochemischen Zuckerreactionen versucht, ohne indessen in dieser Frage zu einer sichern Entscheidung gelangt zu sein. Es ist jedoch in hohem Maasse wahrscheinlich, dass in den Myrosinschläuchen auch Zucker vorhanden ist, da sich offenbar in ihnen die Spaltung des Glycosids vollzieht, bei der ja bekanntlich stets Zucker auftritt.

Conc. Salzsäure fällt den Inhalt. Das Coagulat färbt sich ganz schwach lila. Auf nachherigen Zusatz von Kalilauge werden die Myrosinschläuche orangeroth.

Salpetersäure färbt den Inhalt unter Fällung gelb. Die Färbung wird auf Zusatz von verdünnten Alkalien sehr intensiv (Xanthoproteinreaction).

Chromsäure (5 : 100) fällt den Inhalt. Wäscht man Schnitte, die einige Zeit in einer Chromsäurelösung gelegen haben, schnell ab, so kann man an dem Coagulat die charakteristischen Chromsäurereactionen sehr schön hervorrufen. Es färbt sich auf Zusatz von Bleiacetat gelb, die Färbung verschwindet auf Zusatz von Alkalihydraten; mit Silber- oder Quecksilberniträt rothbraun, mit Bariumchlorid gelb. Alle diese Farbenreactionen sind einfache Reactionen der Chromsäure. Das Coagulat hat keinen Einfluss auf das Zustandekommen der Farbstoffe selbst, es zeigt vielmehr nur die bekannte Eigenthümlichkeit der echten Eiweisstoffe, bei der Coagulation gewisse Stoffe aus den Lösungen an sich zu reißen und festzuhalten.

Nitrosoreactionen. Unter diesem Namen will Nickel<sup>1)</sup> eine Anzahl von Farbenreactionen organischer Körper zusammengefasst wissen, bei denen es sich um die Einführung der Nitrosogruppe (NO) handelt.

Millon's Reagens, d. i. eine Lösung der Nitrate des Quecksilberoxyds und -oxyduls mit Spuren salpetriger Säure, färbt den

---

<sup>1)</sup> Nickel, Die Farbenreactionen der Kohlenstoffverbindungen, Berlin 1890, S. 16.

**Inhalt unter Coagulation roth.** Die Reaction tritt erst nach einiger Zeit ein und wird durch Erwärmen beschleunigt. Es erweist sich diese Reaction als eine für die Myrosinschläuche sehr charakteristische. Weniger gut, aber ähnlich wirkt Hoffmann's Reagens, d. i. eine Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxyd mit Spuren salpetriger Säure, und Plugge's Reagens, d. i. eine Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxydul<sup>6</sup> mit Spuren salpetriger Säure. Das wirksame Princip dieser Reagentien ist die salpetrige Säure, denn bringt man den Schnitt in eine Lösung von Kaliumnitrit und fügt Säure hinzu, z. B. Salzsäure oder Essigsäure, nicht Schwefelsäure, weil diese schon allein eine gleiche Farbenreaction hervorruft, so färbt sich der Myrosinschlauch ebenfalls roth. Allerdings glückt diese Reaction bei Weitem nicht so leicht, wie die mit Millon's Reagens.

Eine verdünnte Lösung von p-Diazobenzolsulfosäure, frisch dargestellt durch Eingiessen eines Gemisches von sulfanilsaurem Natron und Kaliumnitrit in verdünnte Schwefelsäure, färbt das Myrosin orangegeb.

**Raspail's Reaction** — Zucker und Schwefelsäure — färben die Idioblasten roth. Diese Reaction hat aber insofern keine Bedeutung, als schon Schwefelsäure allein die Röthung hervorruft, wie oben bereits angegeben wurde.

**Isatin.** Einige Körnchen Indigo wurden in Schwefelsäure gelöst und durch sehr wenig Salpetersäure in Isatin umgewandelt. Die Idioblasten färbten sich damit braunroth.

**Jod.** Besonders schön lässt sich die Einwirkung des Jods an plasmolysirten Schläuchen beobachten. Der Inhalt färbt sich fast goldgelb, die etwa im Protoplasma der Myrosinschläuche liegende, stets sehr kleinkörnige Stärke blau. (S. Fig. 1).

**Biuretreaction** — Kupfersulfat und Kalilauge — bringt nach Heinricher keine günstige Reaction hervor. Mir gelang sie an den grossen, sehr inhaltsreichen Schläuchen von *Cochlearia Armoracia* bisweilen recht gut. Namentlich beim Erwärmen liess die in üblicher Weise angestellte Reaction den Inhalt tief violett erscheinen.

**Eisenchlorid und Blutlaugensalz.** Auch diese Reaction gelingt nicht leicht. Die besten Resultate erzielte ich in folgender Weise: Schnitte von *Cochlearia Armoracia* wurden in eine wässerige Lösung von Eisenchlorid gelegt und darin gekocht, darauf in Wasser schnell



abgespült und in der Blutlaugensalzlösung geprüft. Das Coagulat färbt sich dann blau.

Anilinfarbstoffe tingiren die Schläuche sehr intensiv, zumal wenn man den Inhalt durch Kochen gefällt hat. Congoroth, welches durch eine Spur Essigsäure gerade violett gemacht wurde, schlägt wieder in roth um und verleiht den Schlauchzellen diese Farbe. Die Reaction der Schläuche ist mithin wohl alkalisch.

Guignard giebt an, dass die Myrosinschläuche sich mit conc. Salzsäure, der man einen Tropfen einer wässerigen Orcin-Lösung beigelegt hat, violett färben. Ich habe zwar diese Reaction auch geprüft, ohne indessen besonders günstige Resultate zu erhalten, eine schwache Violett-färbung war allerdings bemerkbar. Viel schöner gelingt die Reaction, wenn man statt Orcin-Lösung einen Tropfen Orcein-Lösung (1 : 10) der conc. Salzsäure zufügt.

Pepsin und Salzsäure löst den durch Kochen coagulirten Inhalt, aber erst nach geraumer Zeit.

Verhalten der Myrosinschläuche zu myronsaurem Kali.

Wie schon wiederholt erwähnt, wird das Glycosid myronsaures Kali durch das enzymartig wirkende Myrosin gespalten. Indess kann man nicht mit einer begrenzten Quantität Myrosin eine unbegrenzte Quantität des Glycosids spalten, wie es der Begriff Enzym fordert. Vielmehr erlischt die Wirksamkeit des Myrosins, nachdem eine gewisse, allerdings grosse Quantität des Glycosids zerlegt worden ist. Einer solchen Veränderung der Eigenschaft liegt nun aber auch stets eine materielle Veränderung zu Grunde. Ich versuchte in folgender Weise, ob sich dieselbe in irgend einer Art zu erkennen giebt. Frische Schnitte von *Cochlearia Armoracia*, deren Myrosinschläuche, wie ich mich überzeugte, reich mit Inhalt erfüllt waren, wurden in eine Lösung von myronsaurem Kali in Wasser (1 : 10) gelegt. Es entwickelten sich bedeutende Mengen von Senföl. Nach 24 Stunden wurde ein Schnitt gekocht, die Myrosinschläuche zeigten sämmtlich eine Abnahme des Gerinnsels, welches bei den frischen Schnitten den Schlauch vollständig erfüllte. Die Schnitte wurden nun fernerhin in der Glycosidlösung belassen; der Inhalt der Schläuche nahm, wie eine täglich vorgenommene Prüfung ergab, immer mehr ab und war am fünften Tage total verschwunden. Dass hier nicht eine einfache Diffusion vorliegt, wird dadurch bewiesen, dass Schnitte,

die ebenso lange in Kochsalz-, Zucker- oder Salpeterlösung gelegen hatten, stets noch reich mit gerinnbarem Inhalt erfüllt waren.

b) *Die Myrosinschläuche der Cruciferen im natürlichen, unveränderten Zustande.*

Wenn auch das Auffinden der Myrosinschläuche mit Hilfe der angeführten Reactionen keinerlei Schwierigkeiten bereitet, so ist es doch keineswegs leicht, die Zellen im natürlichen, unveränderten Zustande, d. h. bei der Untersuchung frischer Schnitte in Wasser, mit Sicherheit zu erkennen. Ausgezeichnet sind sie durch das constante Fehlen des Chlorophylls, den wasserhellen, optisch inactiven Zellinhalt und bei manchen Arten durch eine ausgesprochene Längsstreckung in älteren Organen. In überwinternden Organen, z. B. im Rhizom von *Cochlearia Armoracia*, deren Zellen reich erfüllt sind mit grosskörniger Stärke, erkennt man die Schläuche ziemlich leicht an der wenigen feinkörnigen Stärke, die in dem Protoplasma derselben eingebettet ist, während die Zellen des Parenchyms grosskörnige Stärke führen. Noch deutlicher und leichter lassen sich die Myrosinschläuche in plasmolysirten Schnitten auffinden.

c) *Physiologische Beobachtungen an den Myrosinschläuchen der Cruciferen.*

Die Frage, ob und wie die Entwicklung der Myrosinschläuche durch die Ernährung, sowie durch Standort und Bodenverhältnisse beeinflusst wird, ist von mir eingehend geprüft worden. Fünf Blumentöpfe wurden mit je 2—3 Samen von *Sinapis alba* besät. Entwicklungsdauer vom 17. Mai bis 12. September, also 116 Tage. Von diesen Töpfen war A mit märkischem gelben Sandboden, B mit gewöhnlichem humusreichen Gartenboden, C mit Moorboden, dem einige Gramm Calciumcarbonat beigemischt wurden, D mit Mergel, E mit Thonboden gefüllt. In sämtlichen Töpfen kamen die Senfpflanzen zur Entwicklung, aber sie entwickelten sich sehr ungleich, in der Reihenfolge, wie die Kulturen hier aufgeführt sind, so dass in A die bestentwickelten, in E total verzweigte Pflanzen wuchsen. Es wurden nun homologe Internodien und Blätter vergleichend auf ihre Myrosinschläuche geprüft. In allen Fällen liessen sie sich nachweisen. Ferner zeigten sich aber auch offenbare Beziehungen der Myrosinschläuche zur Länge der Internodien und zur Grösse der Blätter. Wo diese Sprosstheile verzweigt waren oder

doch in der Entwicklung die Norm nicht erreicht hatten, waren doch reichlich Myrosinschläuche nachweisbar und ihr durch Kochen zur Coagulation gebrachter Inhalt füllte vollständig die Zellen; aber eine Längsstreckung war an ihnen nicht zu constatiren, in der Form unterschieden sie sich kaum von den Nachbarzellen des Parenchyms. Anders verhielt es sich bei den normal entwickelten Pflanzen. Hier war eine beträchtliche Längsstreckung der Idioblasten wahrnehmbar, aber sie traten spärlicher auf und der geronnene Inhalt füllte oft kaum  $\frac{2}{3}$  des Zellumens. Es trifft also nach meinen Beobachtungen nicht zu, was Heinricher findet, dass nämlich „die Zahl der vorhandenen Schläuche proportional der verminderten Grösse der Individuen sinkt, also proportional der gesteigerten Hemmung in der Entwicklung.“ Im Gegentheil steigert sich die Zahl der Myrosinschläuche bei Reduction eines Organes im Verhältniss zur Norm, so dass beispielsweise in zwei homologen Internodien zweier Pflanzen, deren Längen und Durchmesser sich wie 2 : 1, deren Volumina mithin sich wie 8 : 1 verhalten mögen, sich die Zahl der Myrosinschläuche nicht wie 8 : 1, sondern wie ( $< 8$ ) : 1 sich verhalten. Ich gewann dies Resultat beim Vergleich von Längsschnitten aus homologen Internodien verschiedener Senfpflanzen durch zahlreiche Schätzungen und Zählungen. Die Länge der zum Vergleich gewählten Schnitte wurde so genommen, dass sie der Länge des Internodiums proportional war, aus dem der Schnitt stammte. Quantitative Analysen des Myrosins würden überhaupt zweifellos ergeben, dass die abnorm kleinen Pflanzen verhältnissmässig mehr Myrosin produciren als die normalen. Jedoch sind solche Analysen bei unserer fast noch gänzlichen Unkenntniss der Eiweiss- und eiweissartigen Körper zur Zeit nicht ausführbar.

Es wurde ferner das Fehlen oder ungenügende Vorhandensein von Nährstoffen auf die Entwicklung der Myrosinschläuche geprüft. Es wurden vier mit geglühtem und rein ausgewaschenem Quarzsand gefüllte Sandkulturen mit *Sinapis alba* besät und mit Nährlösungen beschickt, von denen die erste stickstofffrei, die zweite phosphorfrei, die dritte schwefelfrei waren oder diese Stoffe in einer chemisch nicht mehr nachweisbaren Menge enthielten; die vierte war mit einer Normallösung getränkt. Nur die vierte Kultur entwickelte sich normal, die Pflanzen der zweiten und dritten verhungerten, nachdem sie wenige Laubblätter gebildet hatten. Die stickstofffreie Kultur

kam zur vollen Entwicklung, wenn auch verzwert, blühte und ergab drei Samenkörner, die verkümmert und nicht keimfähig waren, wovon ich mich an zweien überzeugte. Es lässt sich dies Verhalten kaum anders erklären, als dass ein minimaler Gehalt an Stickstoff doch in der Kultur vorhanden war. Es wurden in allen vier Fällen kurze, reichlich auftretende und ziemlich inhaltsreiche Myrosinschläuche aufgefunden.

Als allgemeines Resultat aus all' diesen Kulturversuchen ergibt sich, dass durch Standortverhältnisse und Ernährungseinflüsse die Bildung der Myrosinschläuche nicht unterdrückt werden kann und dass durch Hemmung in der Entwicklung der Pflanze eine Steigerung in der Myrosinproduction eintritt.

Schon Heinricher hat die Entwicklung der Idioblasten im Dunkeln, sowie den Einfluss der Lichtentziehung auf die bereits gebildeten geprüft und gefunden, dass zwar Idioblasten in den im Dunkeln entstandenen Organen gebildet, die vorher schon gebildeten aber stets inhaltsärmer werden.

Von mir wurden hierüber folgende Versuche angestellt. An einer Anzahl im Keller überwinteter Rhizomstücke von *Cochlearia Armoracia* wurden vom oberen Ende etwa 15 cm lange Stücke abgeschnitten und diese etwa 10 cm tief in destillirtes Wasser gestellt. Die Kulturen wurden im Dunkeln zur Entwicklung gebracht. Der anatomische Befund vor Anstellung der Versuche war folgender: das Parenchym des geprüften Rhizoms war an allen Stellen reichlich erfüllt mit länglichen Stärkekörnern. Das durch Kochen erzeugte dicke Coagulat der Myrosinschläuche erfüllte vollständig das Lumen der Zelle. Mit Jod liess sich im Protoplasma der Myrosinschläuche sehr feinkörnige Stärke in ziemlich reichem Maasse nachweisen. Nach vier Wochen hatten die Rhizome reichlich Wurzeln und etiolirte Blätter gebildet, welch' letztere sehr schön den allgemeinen Typus etiolirter Blätter — Ueerverlängerung der Stengelglieder und Verkümmern der Lamina — zeigten. Diese neugebildeten Organe müssen natürlich auf Kosten der im Rhizom aufgespeicherten Reservestoffe gebildet sein, was sich auch bei der an einem Exemplare jetzt angestellten anatomischen Untersuchung zeigte: die Reservestärke des Parenchyms hatte bedeutend an Menge abgenommen, die feinkörnige Stärke der Myrosinschläuche war verschwunden, das dicke Coagulat der gekochten Myrosinschläuche erfüllte aber noch

immer vollständig das Lumen der Zelle; die reichlich in den neuentstandenen Wurzeln und Blättern vorkommenden Schläuche waren ebenfalls vollständig mit Myrosin erfüllt.

An einigen Rhizomen wurden nun sämtliche Blätter und Wurzeln entfernt. Nach Verlauf weiterer vier Wochen hatten sie trotzdem eine fast ebenso grosse Menge neugebildet. Die mikroskopische Prüfung ergab jetzt Folgendes: die Reservestärke war vollständig verschwunden, die Myrosinschläuche enthielten noch immer grosse Mengen Myrosin, doch war jetzt sowohl in denen des Rhizoma, als auch in denen der neugebildeten Wurzeln und Blätter ausgesprochen ein Mindergehalt gegen früher zu erkennen. Ein Unterschied zwischen den Myrosinschläuchen der von Wurzeln und Blättern befreiten und den der übrigen Rhizome war nicht zu bemerken. Es wurden nun die Kulturen sich selbst überlassen, bis keine Neubildung von Blättern und Wurzeln mehr erfolgte und die Pflanzen anfangen zu verhungern und einzugehen. Auch in diesem Zeitpunkt waren die Myrosinschläuche noch mit allerdings sehr wenig Myrosin erfüllt. — Ein Laubblatt von *Sinapis alba* wurde an seiner oberen Hälfte beiderseitig mit Stanniol umhüllt; an einem homologen Blatte einer zweiten Pflanze wurden die Myrosinschläuche geprüft, sie waren mit Myrosin angefüllt. Nach etwa drei Wochen wurde das mit Stanniol umkleidete Blattstück untersucht: das Chlorophyll war verschwunden, die Myrosinschläuche waren aber wenig inhaltsärmer geworden. — Aus diesen Versuchen folgt: 1. Die Bildung des Myrosins erfolgt unabhängig vom Licht, zum Theil wahrscheinlich aus Reserve-Eiweissstoffen. 2. Dem Myrosin kommt nicht in erster Linie der Charakter einer Reservesubstanz zu, es ist aber auch kein Schlackenproduct des pflanzlichen Stoffwechsels, d. h. kein Secret, da es schliesslich doch noch von der Pflanze wieder aufgenommen und für Lebenszwecke verwendet wird.

Das Verhalten der Myrosinschläuche in functionslos werdenden Organen ist von mir an alten Kotyledonen der Keimpflanzen von *Sinapis alba* untersucht worden. Ich konnte daran nachweisen, dass die Myrosinschläuche sehr lange ihren Inhalt behalten, wenn auch die Kotyledonen schon anfangen functionslos zu werden und zu vergilben. Normaler Weise abgefallene Kotyledonen wurden wiederholt untersucht und es fanden sich die Myrosinschläuche stets mit mehr oder weniger Inhalt erfüllt; ganz inhaltsleer oder voll fand

ich sie indessen niemals. Hieraus geht hervor, dass die Pflanze zwar aus functionslos werdenden Organen das Myrosin wegtransportiren kann, dass aber im Allgemeinen in den Organen ein Ueberschuss aufgespeichert ist, für welchen die Pflanze weiter keine Verwendung hat.

## 2. Die Myrosinschläuche der Cruciferen-Samen.

Behandelt man dünne Schnitte aus dem Samen von *Sinapis alba* oder *nigra* mit Millon's Reagens, so treten, wie Heinricher zuerst gefunden hat, „trotz der ausgesprochenen Eiweissreaction, welche alle Zellen bei Behandlung mit Millon's Reagens geben, doch bestimmte Zellen durch besonders blutrothe Färbung hervor“. Solche Zellen hat Guignard in den Samen sehr vieler Cruciferen nachgewiesen und sie mit Recht als die den Myrosinschläuchen der vegetativen Theile analogen Gebilde aufgefasst. Eingehender untersucht sind die Myrosinschläuche der Samen indessen bis jetzt nicht; ich habe sie namentlich in physiologischer Hinsicht geprüft und gebe in Folgendem die Resultate meiner Untersuchung.

### a) *Die Myrosinschläuche des Samens in unverändertem Zustande.*

Betrachtet man sehr dünne Querschnitte eines beliebigen Cruciferen-Samens — am besten eignet sich für die erstmalige Beobachtung der Same von *Isatis tinctoria*, *Sinapis alba*, auch *Camelina sativa* dazu — in Mandelöl unter dem Mikroskop, so sieht man das Parenchym der Kotyledonen und der Radicula erfüllt mit grösseren oder kleineren, mehr oder weniger hell lichtgelben Aleuronkörnern, die in der Mehrzahl der Fälle ausgezeichnet sind durch eine sehr grosse Anzahl kleiner Globoide. Hier und da beobachtet man aber auch einzelne Zellen, die als helle, stark lichtbrechende Inseln hervortreten. Wäscht man das Oel mit Chloroform oder Schwefelkohlenstoff weg und fügt darauf Millon's Reagens zu dem Schnitt, so sieht man, dass nur diese Inseln jene von den Myrosinschläuchen der vegetativen Organe her bekannte charakteristische Rothfärbung zeigen. Wir müssen daher diese hell aus dem gelblichen Parenchym hervortretenden Zellen als die Myrosinschläuche des Samens ansehen. — Bei genauerer Betrachtung dieser Zellen in Oel findet man nun, dass sie angefüllt sind mit Körnern, die stark lichtbrechend, farblos,

vollkommen homogen und ohne irgend welche Einschlüsse, von einer äusserst zarten Membran umkleidet, im Hartplasma eingebettet sind (s. Fig. 3—6). Die Körner werde ich als Myrosinkörner bezeichnen. Form, Grösse und Zahl der in einem Myrosinschlauch enthaltenen Myrosinkörner ist innerhalb gewisser Grenzen für die Species constant, aber für verschiedene Species variabel. Wir finden Myrosinkörner, die etwas kleiner als die Aleuronkörner von vollkommen oder fast vollkommen kugeligter Form in grosser Anzahl die Zelle erfüllen, dies ist beispielsweise fast die Regel bei den Brassiceen. Ferner kommt es vor, dass ein einzelnes Myrosinkorn im Schlauch solitärartig ausgebildet ist, während die übrigen dann sehr klein sind. Auch kann ein einziges, grosses Myrosinkorn das Lumen der Zelle erfüllen; so fand ich es z. B. bei *Alliaria officinalis*. Stets aber sind die Körner ausgezeichnet durch die oben angegebenen Merkmale: Optische Inaktivität, starkes Lichtbrechungsvermögen, Homogenität der farblosen Masse und eine gewisse Pellucidität. Das einzelne Korn ist in jedem Falle ringsumhüllt von Plasma, aus dem es natürlich hervorgegangen ist. Es ist nicht leicht, die weniger zahlreichen Myrosinzellen unter den zahlreichen mit Aleuronkörnern erfüllten Zellen ohne Reagentien sicher aufzufinden und zu unterscheiden, was schon daraus hervorgeht, dass sie bei den zahlreichen Untersuchungen über Aleuron stets übersehen worden sind. Tschirch<sup>1)</sup> will in dem keimenden Samen von *Sinapis alba*, der stets stärkefrei ist, Amylodextrinkörner aufgefunden haben. Dieselben sollen sich mit Jod rothbraun färben. Es ist wahrscheinlich, dass er die Myrosinkörner sah, welche mit Jod in dieser Weise reagiren.

Folgende kleine Tabelle stellt die wichtigsten im unveränderten Zustande bemerkbaren Unterschiede der Myrosin- und Aleuronkörner zusammen:

Myrosinkörner	Aleuronkörner
1. Nie Einschlüsse.	1. Stets Einschlüsse, meist zahlreiche kleine Globoide.
2. Hell.	2. Fast stets hell lichtgelb.
3. Stärker lichtbrechend.	3. Schwächer lichtbrechend.

1) Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, Bd. I, S. 100.

b) *Das Verhalten der Myrosinkörner gegen Reagentien.*

Ganz allgemein treffen alle diejenigen Reactionen, welche wir bei den Myrosinschläuchen der vegetativen Organe angaben, auch hier zu, bei denen es sich nicht um eine einfache Aufspeicherung von Farbstoffen handelt, sondern wo das Myrosin selbst chemische Farbenreactionen zeigt und zwar noch bei Weitem besser als dort, da ja hier das Myrosin in fester, also concentrirtester Form vorliegt, während es in den vegetativen Organen nur in gelöster Form vorkommt. Ich gebe deshalb bloss an, was die Myrosinkörner von dem flüssigen Myrosin unterscheidet.

**Löslichkeit.** Die Myrosinkörner sind unlöslich in Oel, Aether, Alkohol, Schwefelkohlenstoff u. s. w., sie sind ziemlich leicht löslich in Glycerin (worin die Aleuronkörner bekanntlich unlöslich sind), sie lösen sich rapide in Wasser. Diese Löslichkeit in Wasser wurde nicht aufgehoben dadurch, dass die Schnitte aus dem Samen von *Sinapis alba* 24 Stunden trocken einer Hitze von 100° bis 105° ausgesetzt wurden; wie denn überhaupt durch Erhitzen die Myrosinkörner keine ihrer Reactionsfähigkeiten einbüssten. Schnitte von *Sinapis alba* wurden in 2 % Sublimatalkohol gelegt, wodurch bekanntlich die Aleuronkörner gehärtet und unlöslich in Wasser werden. Brachte ich Schnitte, die 24 Stunden in Sublimatalkohol gelegen hatten, in Wasser, so blieben zwar die Aleuronkörner unverändert, aber die Myrosinkörner lösten sich ziemlich leicht auf. So behandelte Schnitte mit einer Anilinfarbstofflösung tingirt, speichern den Farbstoff in den Aleuronkörnern auf, an den Myrosinschläuchen bemerkt man eine tiefe Tinction des mehr oder weniger spindelförmigen, plattgedrückten Zellkerns, während das ebenfalls gehärtete Gerüst von Hartplasma sich weniger lebhaft färbt (s. Fig. 8).

---

Mit ein paar Worten möchte ich an dieser Stelle auf das Vorkommen des Emulsins in den Samen der Amygdalaceen eingehen. Es lag der Gedanke nahe, nachdem ich für die Cruciferen-Samen das Myrosin in der eben angegebenen Form als Myrosinkörner aufgefunden hatte, nach ähnlichen Gebilden in den Samen jener Pflanzen zu suchen. Und in der That fand ich in den noch nicht differenzirten Procambiumzellen Körnchen, welche nach Reaction und Ansehen kleinen Myrosinkörnern äusserst ähnlich waren. Wie diese



sind auch sie frei von Einschlüssen und hierdurch gegen die mit zahlreichen Globoiden durchsetzten Aleuronkörner genügend charakterisirt. Da nun nach Thomé und Andern die Procambiumstränge als der Sitz des Emulsins anzusehen sind, so wird man die hier aufgefundenen Gebilde als Emulsinkörner zu bezeichnen haben.

Da die Kotyledonen der meisten Amygdalaceen sehr reich angefüllt sind mit fettem Oel und dies die Beobachtung und Auffindung der Emulsinkörner sehr erschwert, so empfiehlt es sich, die Schnitte vorher in Alkohol zu legen und sie darin oder auch in Oel zu untersuchen.

Noch sei es mir gestattet, eine gelegentlich aufgefundene mikrochemische Reaction hier mitzuthellen, welche zeigt, dass die Spaltung des Glycosids der bitteren Mandeln, des Amygdalins, hauptsächlich in der Nähe der Emulsinspeicherzellen vor sich geht. Bei der Spaltung entsteht bekanntlich unter Anderem Blausäure; diese lässt sich aber selbst in den minimalen Mengen, die ein nicht zu dünner Längsschnitt aus dem Samen einer bitteren Mandel producirt, noch durch das empfindlichste Reagens auf Blausäure, Guajakharzlösung, nachweisen. Legt man nämlich solche Schnitte wenig mit Wasser angefeuchtet auf den Objectträger und fügt nach einiger Zeit eine schwache alkoholische Guajakharzlösung hinzu, so färbt sich der ganze Schnitt blau, ganz intensiv aber nur die Procambiumzellen und hieraus geht hervor, dass die Bildung der Blausäure hier, wo also das Emulsin ausschliesslich liegt, am stärksten ist.

c) *Physiologisches Verhalten der Myrosinkörner bei Quellung und Keimung.*

Das Verhalten der Myrosinkörner beim Einquellen der Samen wurde bei *Sinapis alba* verfolgt. Im Wesentlichen ist es das gleiche wie das der Aleuronkörner. Das Imbibitionsvermögen scheint etwas grösser zu sein bei den Myrosinkörnern, wie aus der etwas grösseren Zunahme des Volumens hervorgeht. Das Einquellen wurde in der Weise vorgenommen, dass die Samen in frisch abgekochtes Wasser gebracht wurden, von dem sie stets vollständig bedeckt gehalten wurden. Da somit eine der allgemeinen äusseren Lebensbedingungen, die Luft, fehlte, so konnte auch von einer Auslösung der Lebensthätigkeit des Protoplasmas nicht die Rede sein, und es konnten nur einfache physikalische und chemische Veränderungen an den

Myrosinkörnern angenommen werden. Nach Verlauf von je 24 Stunden wurden nun Samen aus dem Wasser genommen, rasch eingetrocknet und Schnitte in Oel unter dem Mikroskop geprüft. In den ersten acht Tagen konnten Veränderungen der Myrosinkörner dieser Samen von den der normalen, ungequollenen überhaupt nicht wahrgenommen werden. Stets lagen sie in der Hartplasmamasse eingebettet unverändert da. Später schrumpften sie zwar etwas zusammen, aber ein Zusammenfliessen mehrerer Körner zu einem grösseren, was bedingt gewesen wäre durch das Zerreißen der Protoplasmahüllen, konnte niemals, selbst nach dreiwöchentlichem Einquellen, beobachtet werden. Das Protoplasma konnte eben, wie gesagt, durch den Mangel an Sauerstoff keinerlei Lebensäusserungen zeigen. Ganz anders gestaltete sich das Verhalten, wenn man den Samen nach 24stündigem Einquellen in einen Keimapparat brachte, in dem nach weiterem Verlauf von 24 Stunden schon die Radicula zum Vorschein kam und die Kotyledonen anfangen sich zu entfalten. Trocknete man diesen Samen rasch und untersuchte Schnitte in Oel, so ergab sich, dass stets ein Zerreißen des Protoplasmagerüstes, verbunden mit dem Zusammenfliessen mehrerer Myrosinkörner, erfolgt war. Bei normal ergrünnten Kotyledonen waren stets sämtliche Myrosinkörner zu einer Vacuole zusammengeflossen; das Protoplasma mitsamt dem Zellkern war wandständig geworden. Durch Härten der Schnitte in Sublimatalkohol und Tingiren mit Eosin konnte man dies leicht nachweisen.

In den sich entwickelnden unreifen Samen konnten die Myrosinschläuche schon sehr frühzeitig wahrgenommen werden. Heinricher fand sie schon in den Integumenten der Samenanlage. Jedenfalls sind sie aber zu der Zeit, wo die Kotyledonen anfangen zu ergrünen, stets auffindbar. Es differenziren sich nämlich die Zellen des Parenchyms in solche mit und ohne Chlorophyll; nur die letzteren sind myrosinhaltig. Mit Jodjodkalium gelang es stets leicht sowohl in den chlorophyllführenden Zellen als auch in den chlorophylllosen Myrosinschläuchen kleinkörnige, transitorische Stärke aufzufinden. Die normal entwickelten, reifen Cruciferensamen sind bekanntlich total stärkefrei.

## B. Die myrosinhaltigen Zellen der Resedaceen.

Wie wir oben zeigten, sind die Epidermis der grünen vegetativen Organe sowie auch die Samen der Gattung *Reseda* ausgezeichnet durch einen Gehalt an Myrosin, während alle übrigen Theile frei davon sind. Es lag der Gedanke nahe, zu untersuchen, ob nicht auch hier das Enzym in gewissen Zellen localisirt ist. Bringt man ein Stückchen Epidermis in Wasser auf den Objectträger bis fast zum Kochen, so sieht man, dass gerade die Schliesszellen der Spaltöffnungen es sind, deren vorher wasserheller Inhalt zu einer trüben feinkörnigen Masse coagulirt ist. Da die Schliesszellen allgemein bekanntlich sehr reich an albuminoiden Stoffen sind, so hat dies Verhalten an und für sich nichts Auffälliges an sich, aber die Menge des Coagulats, die, soviel ich fand, bei den in gleicher Weise behandelten Schliesszellen keiner anderen Pflanze erreicht wird, fesselt die Aufmerksamkeit doch, zumal das Myrosin in der Epidermis enthalten sein muss, und die übrigen Zellen der Epidermis keinerlei Veränderungen zeigen, die auf das Vorhandensein des Enzyms in ihnen schliessen liessen. Ich prüfte nun der Reihe nach die auf S. 56—60 angegebenen Reagentien der Myrosinschläuche und fand, dass die Reactionen der Schliesszellen in jedem Falle die gleichen waren: Millon's Reagens färbt den coagulirten Inhalt intensiv roth, ebenso concentrirte Schwefelsäure, Orcein-Salzsäure violett, Jodjodkalium braunroth, wobei man zahlreiche kleine Stärkekörner wahrnimmt u. s. w., immer erhielt ich die nämliche Reaction wie bei den Myrosinschläuchen der Cruciferen.

Umgekehrt ist hiermit aber auch eine weitere Stütze für die Behauptung Guignard's gewonnen, dass nämlich die durch ihren albuminoiden Zellinhalt ausgezeichneten Idioblasten ausschliesslich das Myrosin enthalten; ja es muss sogar jeder Zweifel schwinden — falls ein solcher überhaupt noch bestand — wenn wir Folgendes bedenken. Wir haben auf rein makrochemischem Wege ermittelt: 1. dass ein Stengel, Blatt etc. einer beliebigen Crucifere myrosinhaltig ist; 2. dass die Epidermis der *Reseda*-Arten es ebenfalls ist. Offenbar muss nun dasjenige das Myrosin sein, was in keiner anderen myrosinfreien Pflanze auffindbar, beiden Organen, der Epidermis von *Reseda* und dem Stengel, Blatt etc. der Crucifere gemeinsam ist;

und das ist allein jener wässerige, helle, in der Hitze coagulirende, durch eine Reihe höchst charakteristischer Reactionen ausgezeichnete Zellsaft, der bei den Cruciferen in den dem Parenchym eingestreuten oder als Elemente der Gefässbündel auftretenden Idioblasten, eben den Myrosinschläuchen, bei den Resedaceen in den Schliesszellen der Spaltöffnungen ausschliesslich enthalten ist. Leider kann ich für den myrosinhaltigen Samen von *Reseda odorata* eine ähnliche Localisation nicht constatiren. Schnitte aus dem Samen, mit Millon's Reagens behandelt, färben sich ganz gleichmässig intensiv roth; ebenso wirkt Schwefelsäure. Möglicher Weise liegt hier ebenfalls das Myrosin in den später sich zu Schliesszellen differenzirenden Zellen der Kotyledonen, oder aber, was sehr unwahrscheinlich ist, es ist in sämtlichen Zellen des Parenchyms vertheilt; sicher ermitteln konnte ich es nicht.

Obwohl es von vornherein fast sicher war, dass das Resultat der Untersuchung negativ sein musste, so wurden dennoch die Wurzeln der Resedaceen mit den für die Myrosinschläuche der Cruciferen angegebenen Reagentien geprüft, aber in keinem Falle konnten in den Myrosinschläuchen oder -schliesszellen analoge Gebilde aufgefunden werden. Es überraschte dies Ergebniss insofern gar nicht, als ja die makrochemische Prüfung der Wurzeln ergeben hatte, dass sie zwar Senföl, aber kein Myrosin enthalten.

### C. Das Myrosin im Samen von *Viola*.

Der Samen der Gattung *Viola* ist thatsächlich myrosinhaltig. Aber auch hier gelang es mir nicht, eine Localisation des Enzyms aufzufinden, aus demselben Grunde wie beim Samen von *Reseda*. Der Schnitt färbt sich mit Millon's Reagens, sowie mit conc. Schwefelsäure intensiv roth, aber ganz gleichmässig, und auch die übrigen Myrosin-Reagentien lassen keine Zellen von besonderer Reaction hervortreten. Die vegetativen Organe von *Viola* sind myrosinfrei.

### D. Das Myrosin im Samen von *Tropaeolum*.

Glücklicher war ich bei dem ebenfalls myrosinhaltigen Samen von *Tropaeolum majus*. Legt man hiervon dünne Schnitte in

Millon's Reagens, so treten zerstreut im Parenchym Zellen von der charakteristischen rothen Färbung auf, auch die übrigen Myrosin-Reactionen treffen auf's Beste überein, so dass zweifellos hier den Myrosinschläuchen der Cruciferen analoge Gebilde vorliegen. Eine Untersuchung in Oel ergab, dass auch hier die Myrosinschläuche mit Myrosinkörnern angefüllt sind. Sie sind indessen noch schwerer unter den Aleuronkörnern aufzufinden wie bei den Cruciferen, da sie an Grösse gar nicht unterschieden sind, und nur die etwas hellere Färbung sie gegen die Aleuronkörner auszeichnet (s. Fig. 7).

Ueber die Grössenverhältnisse der Myrosinkörner zu den Aleuronkörnern wird folgende Tabelle einigen Aufschluss gewähren. Da die Zahlen wenig Charakteristisches bieten, so beschränke ich die Angaben auf folgende Samen:

Name	Myrosinkorn	Aleuronkorn	Bemerkungen
<i>Alliaria officinalis</i> . .	(34 : 27) <sup>1)</sup> , 4—9	3,5—12,5	<sup>1)</sup> Längs- und Querdurchmesser des Solitärs.
<i>Crambe cordifolia</i> . .	1 — 5	1,5— 9	
<i>Isatis tinctoria</i> . . .	3,5—12,6	2 — 9	
<i>Raphanus Raphanistrum</i>	11 —20	10,5—18	NB. Die Zahlen sind Mikromillimeter.
<i>Sinapis alba</i> . . . .	2 —15,5	2 —13,5	
<i>Tropaeolum majus</i> . .	1,5— 8,5	1,5— 9	

#### IV. Bedeutung des Myrosins im Leben der Pflanze.

Was die Bedeutung des Myrosins für das Leben der Pflanze betrifft, so liegt der Gedanke nahe, dass ihm im Wesentlichen die Aufgabe zukommt, Glycoside zu spalten. Bis jetzt kennt man indessen nur zwei Glycoside, die das Enzym zu spalten vermag: myronsaures Kali und Sinalbin, das Glycosid des weissen Senfs. Doch ist es wohl zweifellos, dass auch noch andere Glycoside dem Angriff des Myrosins unterliegen, ja ziemlich wahrscheinlich, dass in jedem Falle, wo wir Myrosin nachweisen können, auch ein Glycosid vorhanden ist, welches durch Myrosin gespalten wird. Folgende Versuche sind geeignet, diese Ansicht zu stützen.

Bekanntlich ist eins der Spaltungsproducte jedes Glycosids in jedem Falle Traubenzucker. Rührt man nun zu Pulver zerriebenen Samen von *Viola odorata*, welcher weder Kaliummyronat noch Sinalbin enthält, da die diesen Glycosiden eigenen Spaltungsproducte niemals auftreten, mit Wasser an und filtrirt rasch, so kann man in dem geruchlosen Filtrat mit Fehling'scher Lösung nur wenig Zucker nachweisen: das, wie vorhin gezeigt, in dem Samen enthaltene Myrosin hat noch nicht genügend Zeit gefunden, die Spaltung des vermutheten, aber uns noch nicht bekannten Glycosids vorzunehmen; denn eine gewisse Zeit muss ja bei jedem fermentativen Prozesse verstreichen, ehe die Spaltungsproducte auftreten. — Dass ein Glycosid in unserem Falle aber in der That vorliegt, lehrt der fortgesetzte Versuch. Wird nämlich eine zweite Portion des Pulvers ebenfalls mit Wasser angerührt, aber 24 Stunden stehen gelassen und dann in gleicher Weise behandelt, so zeigt das Filtrat sehr stark die Zuckerreaction. Es muss also ein Glycosid durch das Myrosin gespalten worden sein. Freilich könnte hier der Einwand erhoben werden, dass im Laufe der für den zweiten Versuch benötigten Zeit das Samenmehl ohne Glycosidspaltung die Zuckermengen producirt habe, da durch den Mahlprocess das Protoplasma nicht nothwendig abgetödtet zu sein braucht. Ist es aber schon unwahrscheinlich, dass die einem so groben mechanischen Eingriffe unterworfenen Gewebstrümmer noch im Stande sind, durch irgend welche Vorgänge des Stoffwechsels neuen Zucker zu produciren, so hielt ich es doch für nöthig, einen schlagenderen Beweis für die Richtigkeit meiner Ansicht zu erbringen.

Zunächst wurde eine dritte Portion während 24 Stunden trocken auf 110° erhitzt und dann wie die zweite behandelt. Sie enthielt keine Spur von Zucker im Filtrat. Mit der Unwirksamkeit des durch die Hitze veränderten Myrosins war aber auch zugleich die Abtödtung des Protoplasmas im Samenmehl bewirkt worden. Man könnte also wiederum einwenden, es sei nur das Plasma, welches sonst in der Emulsion neuen Zucker erzeugt hätte, durch die Abtödtung daran verhindert worden.

Um schliesslich auch diesem Einwand zu begegnen, wurde ein vierter Versuch angestellt. Es wurde das Samenmehl, nachdem, wie im dritten Versuch, das Myrosin durch Hitze unwirksam und das Plasma getödtet worden war, dem mit Wasser angerührten Mehle

eine Quantität eines aus weissem Senf dargestellten, fast reinen Myrosins, welches für sich die Zuckerreaction nicht zeigte, zugefügt. Nach einiger Zeit liess sich dann Zucker im Filtrat nachweisen.

Diese Versuche beweisen mit aller Schärfe, dass im Samen von *Viola* ein durch Myrosin spaltbares Glycosid enthalten sein muss. Welcher Art dies Glycosid ist, oder was für Spaltungsproducte ausser Zucker entstehen, ist freilich völlig unbekannt. Jedenfalls sind wir aber berechtigt, anzunehmen, dass immer, wo in der Pflanze Myrosin nachgewiesen ist und ein derselben nicht inquiliner, scharfer Stoff beim Zerreiben auftritt, ein Glycosid vorliegt, welches unter dem Einflusse des Fermentes jenen Stoff liefert. Es wäre daher eine dankenswerthe, rein chemische Aufgabe, diese Glycoside aus den Pflanzen zu isoliren, in der Weise, wie es bis jetzt nur mit den Glycosiden des schwarzen und weissen Senfs und wenigen anderen geschehen ist, und zu prüfen, ob in der That diese so dargestellten Glycoside mit Myrosin die aus der Pflanze gewinnbaren ätherischen Oele als Spaltungsproducte liefern. Folgende Tabelle versteht sich nach diesen Bemerkungen wohl von selbst.

Name	Glycosid	Spaltungsproducte
<i>Alliaria officinalis</i> . . .	?	Senföl und Schwefelallyl.
<i>Brassica Rapa</i> . . .	Kaliummyronat	Aether. Senföl.
<i>Camelina sativa</i> . . .	?	Nitril der $\alpha$ -Toluylsäure.
<i>Capsella bursa pastoris</i> .	Kaliummyronat?	Senföl.
<i>Cardamine</i> . . . . .	Kaliummyronat?	Senföl.
<i>Cheiranthus</i> . . . . .	?	Senföl?
<i>Cochlearia Armoracia</i> .	Kaliummyronat	Wie <i>Sinapis nigra</i> .
<i>Cochlearia officinalis</i> .	?	Sec. Butylsenföl.
<i>Erysimum u. Iberis</i> . .	?	Senföl?
<i>Lepidium</i> . . . . .	?	Nitril der $\alpha$ -Toluylsäure.
<i>Nasturtium</i> . . . . .	?	Nitril der Phenylpropionsäure.
<i>Raphanus Raphanistrum</i>	?	Senföl?
<i>Reseda</i> . . . . .	Kaliummyronat?	Senföl.
<i>Sinapis alba</i> . . . . .	Sinalbin	Aether. Senföl, Zucker, Kaliumbisulfat.
<i>Sinapis nigra</i> . . . . .	Kaliummyronat	Sinalbinsenföl, Zucker, saures schwefelsaures Sinapin.
<i>Sisymbrium</i> . . . . .	?	Senföl?
<i>Thlaspi</i> . . . . .	?	Senföl und Schwefelallyl.
<i>Tropaeolum majus</i> . . .	?	Nitril der $\alpha$ -Toluylsäure.

Alle diese Stoffe, welche wir vorerst als Spaltungsproducte von Glycosiden aufgefasst wissen möchten, sind ausgezeichnet durch ihre Schärfe, zum Theil auch durch Giftigkeit. Es ist daher klar, dass die Pflanze in ihnen ganz ausgezeichnete Waffen im Kampf um das Dasein besitzt, welche sie gegen die Angriffe sehr vieler Thiere erfolgreich schützen; freilich ist dabei nicht ausgeschlossen, dass andere Thiere diesen Stoffen sich angepasst haben und sie gerade deshalb aufsuchen. Die Ansicht, die ätherischen Oele der Cruciferen als Schutzmittel zu betrachten, spricht Nägeli<sup>1)</sup> folgendermassen aus:

„Die scharfen Stoffe bilden sich in diesen (bei *Sinapis nigra*) und ähnlichen Fällen, sowie die Samen zermalmt werden und mit Wasser in Berührung kommen und ebenso, wenn sie Wasser aufnehmen und keimen. Sie haben offenbar den Zweck, die Samen und die Keimpflanzen vor den Angriffen der Thiere zu schützen. Ob aber die Abwehr der Feinde der einzige Grund ist, warum gewisse Glycoside und Fermente, welche sie zerlegen, von den Pflanzen erzeugt werden, lässt sich vorerst nicht entscheiden. Es ist wahrscheinlich, dass die Zersetzungsproducte noch andere physiologische Dienste leisten. Der Zucker, der immer dabei auftritt, wird als Nahrung verwendet, und die scharfen, bittern oder giftigen Stoffe dürften ebenfalls eine Function bei dem pflanzlichen Chemismus vollbringen. — Es dürfte als fraglich betrachtet werden, ob die in dem Samen enthaltenen Glycoside beim Keimen zerlegt werden. Dieselben bilden sich beim Reifen der Samen, welche zu dieser Zeit noch viel Vegetationswasser enthalten; ich hielt es für möglich, dass sie auch beim Keimen in den unverletzten, lebenden Zellen unverändert bleiben und nur beim Zerreißen des Gewebes durch die Wirkung des Fermentes zerfallen. Versuche haben das Gegentheil ergeben. Aus keimendem Senfsamen kann man in jedem Stadium, wenn man sie ohne mechanische Verletzung mit Weingeist behandelt, Senföl ausziehen, welches in dem Samen vor dem Keimen nicht enthalten ist.“

In der That kann man schon durch den Geruch wahrnehmen, dass keimender Senfsamen Senföl exhalirt, wenn man denselben im

---

1) Nägeli, Theorie der Gährung, 1879, S. 13 u. 14. Mit Nachdruck hebt Errera (Compt. rend. d. l. Soc. Roy. d. Bot. d. Belgique, T. 25, II. Thl., S. 91) dieselbe Ansicht hervor.



abgeschlossenen Raume zur Entwicklung bringt. Ich selbst habe versucht, die Menge des während der Keimung producirten Senföls zu bestimmen. Die mit dem exhalirten Senföl erfüllte Luft wurde durch Alkohol geleitet, das in den ergrüntten Keimlingen enthaltene Oel mit Alkohol extrahirt, ohne dass vorher die Pflänzchen verletzt wurden. Die im Alkohol enthaltene Menge Senföl erwies sich als ganz minimal im Vergleich zu der aus dem angewandten Quantum Senfsamen überhaupt gewinnbaren Menge. Hieraus geht hervor, dass bei der Keimung keinesfalls alles Glycosid zerlegt wird. Erst wenn die Gewebelemente zerrissen werden, wenn die durch die Lebens-thätigkeit des Protoplasmas auseinander gehaltenen Stoffe — Myrosin und Glycoside — aufeinander ungehindert einwirken können, dann erst kann auch sämtliches ätherische Oel in Freiheit gesetzt werden. Ein Beweis, dass wir Myrosin und Glycoside in der That aufzufassen haben als Schutz Waffen der Pflanze gegen mechanische Eingriffe.

---

### Rückblick.

Die wichtigsten Resultate vorstehender Untersuchung fassen wir kurz in folgende Sätze zusammen:

1. Das Myrosin tritt in den Familien der Cruciferen, Resedaceen, Violaceen und Tropaeolaceen auf, und zwar konnte es bei den ersten beiden im Samen und in den vegetativen Organen, bei den letzten beiden nur im Samen nachgewiesen werden.

2. Die Samen und vegetativen Organe der Cruciferen und der Samen von Tropaeolum führen das Myrosin in besondern, durch mikrochemische Reactionen auffindbaren Zellen, den Myrosinschläuchen. In den vegetativen, oberirdischen Theilen der Resedaceen ist das Myrosin ausschliesslich in den Schliesszellen der Spaltöffnungen enthalten; die Wurzeln enthalten kein Myrosin. In den Samen von Viola und Reseda konnten Myrosinschläuche nicht aufgefunden werden.

3. Die Myrosinschläuche enthalten das Myrosin in den vegetativen Organen stets in gelöster Form, in den Samen wegen der hier bestehenden Wasserarmuth stets in festeren, den Aleuronkörnern an Grösse ziemlich gleichen, aber nie mit ihnen in einer Zelle zusammen vorkommenden, einschlussfreien, homogenen Körnchen, den

Myrosinkörnern, aus welchen bei der Keimung durch einfache Wasseraufnahme wiederum die gelöste Form hervorgeht.

4. Das Myrosin ist ein Product des Protoplasmas. Die myrosinbildenden Zellen führen einen Zellkern, und ihr Protoplasma erzeugt in Vacuolen das als eine dickere oder dünnere Lösung in Wasser auftretende Myrosin.

5. Die Bildung des Myrosins in der Pflanze geht unabhängig vom Lichte vor sich; sie kann durch das Fehlen eines oder des anderen organischen Elementes im Boden nicht unterdrückt werden, vielmehr scheidet die Pflanze, solange sie überhaupt lebt und neues organisches Material bildet, auch stets neues Myrosin ab. In ihrer Entwicklung gehemmte und dadurch verzweigte Pflanzen produciren verhältnissmässig mehr Myrosin als die normalen.

6. Das Myrosin functionslos werdender Organe wird bisweilen nicht, oft zum Theil, nie aber völlig von der weiterlebenden Pflanze resorbirt, so dass wir dem Myrosin eine Mittelstellung zwischen den Secreten im stricten Sinne und den Reservestoffen einräumen müssen.

7. Functionell kommt dem Myrosin zweifellos die Aufgabe zu, Glycoside zu spalten. Welche Glycoside es aber ausser Kaliummyronat und Sinalbin noch sind, die es zu spalten vermag, in welcher Weise die Spaltung vor sich geht, d. h. welche Spaltungsproducte auftreten, ob diese Spaltungsproducte neben der einen Aufgabe, als Schutzwaffen gegen äussere Angriffe zu dienen, noch eine andere Rolle im Leben der Pflanze spielen; das Alles ist noch so gut wie unbekannt. Ob das Myrosin neben der einen Function, Glycoside zu spalten, noch andere Verrichtungen erfüllt, etwa in gewisser Weise die Eiweissstoffe vertritt, ist ebenso unenträthsel wie seine Bildung selbst.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt aus dem Rhizom von *Cochlearia Armoracia*. Der Schnitt ist durch Zuckerlösung plasmolysirt und nachher mit Jodjodkalium behandelt worden. Der Inhalt des Myrosinschlauches hat sich goldgelb tingirt. Die im Protoplasma eingelagerte Stärke ist blau gefärbt worden. Der Myrosinschlauch weist nur sehr feinkörnige Stärke auf. Einzelne Stärkekörner haben sich aus dem Protoplasma herausgelöst und schwimmen isolirt im Zellsaft herum.

Fig. 2. Lupenbild eines Querschnitts durch den Samen von *Isatis tinctoria* nach Behandlung mit Millon's Reagens. Das Parenchym hat sich gelb gefärbt, die Myrosinschläuche treten deutlich durch ihre intensive rothe Färbung hervor.

Fig. 3. Ein einzelner Myrosinschlauch von *Isatis tinctoria* bei starker Vergrößerung in Oel untersucht. Die Myrosinkörner zeichnen sich durch ihre helle Färbung aus.

Fig. 4. Ein in gleicher Weise präparirter Längsschnitt durch die Kotyledonen von *Camelina sativa*. Hier treten die Myrosinschläuche nur als einseitig den Procambiumsträngen angelagerte, reichlich mit Myrosinkörnern erfüllte Zellen auf. Die einschliessfreien Myrosinkörner unterscheiden sich deutlich von den mit zahlreichen Globoïden erfüllten Aleuronkörnern.

Fig. 5 und 6. Myrosinschläuche aus dem Samen von *Alliaria officinalis* und *Crambe maritima*. Beide durch besonders schöne, grosse Myrosinkörner ausgezeichnet.

Fig. 7. Ein Myrosinschlauch im Samen von *Tropaeolum majus* mit zahlreichen kleinen, von den Aleuronkörnern äusserlich wenig verschiedenen Myrosinkörnern erfüllt.

Fig. 8. Schnitt aus dem Samen von *Sinapis alba*. Der Schnitt hat 24 Stunden in Sublimatalkohol gelegen, ist dann in Wasser gebracht worden, wodurch sich nur die nicht gehärteten Myrosinkörner aus dem sie einhüllenden Protoplasma herauslösen und schliesslich mit Fuchsin tingirt worden. Die Aleuronkörner haben stark den Farbstoff aufgespeichert. Im Myrosinschlauch hat sich das Protoplasma, das durch die herausgewachsenen Myrosinkörner eine schwammige Structur angenommen hat, wenig, der spindelförmige, langgezogene Kern stark tingirt.

**Beiträge zur Kenntniss  
der Entwicklungsgeschichte der Samen  
mit besonderer Berücksichtigung  
des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen.**

Von  
**Georg Kayser.**

Mit Tafel IV—VII.

---

**Einleitung.**

Unsere gegenwärtige Kenntniss von dem anatomischen Aufbau der Samen der Blüthenpflanzen, in Sonderheit von dem Bau der Samendecken, ist das Ergebniss einer Fülle von werthvollen Arbeiten, welche (wie die Leistungen auf so vielen anderen wissenschaftlichen Gebieten) die hervorragende Bedeutung des seinem Ende sich zuneigenden „naturwissenschaftlichen Jahrhunderts“ glänzend zum Ausdruck bringen. Die reiche, den Gegenstand betreffende Litteratur nur einigermaßen erschöpfend behandeln zu wollen, entspräche in der That der Abfassung eines nicht wenig bedeutsamen Abschnittes aus der Gesamt-Geschichte der Botanik. Denn das Verständniss des Samenbaues verknüpft sich auf's Engste mit der Aufklärung aller morphologischen, anatomischen, physiologischen und biologischen Fragen, welche mit dem Studium der Samenanlagen bereits ihren Anfang genommen haben. Es bedarf auch hier kaum eines Hinweises, dass mit diesen Studien die grossen Probleme im engsten

Zusammenhang stehen, welche die Lehre von der geschlechtlichen Fortpflanzung gezeitigt haben und welche gegenwärtig zu einem gewissen befriedigenden Abschluss gediehen sind. Trotz alledem dürfen wir aber behaupten, dass das überaus reiche Gebiet der vergleichenden Untersuchung der Samen noch weit davon entfernt ist, in allen seinen Theilen durchforscht zu sein. Namentlich nach einer Richtung scheint es mir eines wesentlichen Ausbaues zu bedürfen. Vergleicht man nämlich besonders die Arbeiten der neueren Autoren, etwa der letzten 10—15 Jahre, so macht sich auffällig bemerkbar, dass die bereits im Jahre 1827 von Brongniart<sup>1)</sup> inaugurierte und nach ihm von Treviranus<sup>2)</sup>, Mirbel<sup>3)</sup>, und noch mehr von Schleiden<sup>4)</sup> betonte Unerlässlichkeit entwicklungsgeschichtlicher Forschung und zwar ganz besonders auf dem Gebiete der Samenkunde ausser Acht gelassen wurde. Den von Schleiden vorgezeichneten Weg schlagen zunächst nur Schenk<sup>5)</sup> und seine Schüler<sup>6)</sup>,

---

1) Ad. Brongniart, *Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames*, Paris 1827. (*Annal. des scienc. nat. bot.*, 1. série, t. XII.)

Es heisst daselbst (cf. p. 260): „L'étude des changemens qui s'opèrent dans l'ovule depuis le moment de l'imprégnation jusqu'à l'époque où, arrivé à son état parfait, il prend le nom de graine, peut donc seule nous éclaircir sur la distinction des divers tégumens de la graine.“

2) L. Ch. Treviranus, *Symbolarum Phytologicarum quibus res herbaria illustratur fascic. I. Goettingae 1831.*

3) Fr. Mirbel, *Additions aux nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule* (deuxième mémoire lu à l'académie des sciences le 28. Décembre 1829).

4) M. J. Schleiden, *Grundsätze der wissenschaftl. Botanik*, I. Theil, 3. Aufl., Leipzig 1850 (cf. p. 305 ff., ferner p. 409 u. 419). An letztgenannter Stelle endet Schleiden mit den Worten: „Zum Schlusse dieser gesammten morphologischen Betrachtung will ich noch einmal mein Ceterum censeo aussprechen: Ohne Studium der Entwicklungsgeschichte giebt es keine Wissenschaft der Botanik.“

5) A. Schenk, „*Botanische Notizen*“ (Würzburg. naturwissenschaftl. Zeitschrift, 2. Bd., 1861).

6) Einer gütigst ertheilten Auskunft von Seiten der Herren Professor Dr. Drude, Dr. Bachmann und Dr. Röber verdanke ich die Vollständigkeit des nachstehenden Verzeichnisses der Schüler Schenk's. Erstgenannter Herr widmete dem Andenken des Herrn Geh. Hofrath Schenk einen Nachruf in den Berichten der Deutsch. Botan. Gesellschaft.

Sempolowski<sup>1)</sup>, Lohde<sup>2)</sup>, Kudelka<sup>3)</sup>, Fickel<sup>4)</sup>, Röber<sup>5)</sup>, Hänlein<sup>6)</sup> und Bachmann<sup>7)</sup> ein.

Ein gleiches Bestreben wie diese Autoren zeigen ferner Koch<sup>8)</sup>, Haberlandt<sup>9)</sup>, Voigt<sup>10)</sup> und neuerdings Lindau<sup>11)</sup>, sowie von nicht deutschen Gris<sup>12)</sup>, Chatin<sup>13)</sup>, Delpino<sup>14)</sup> und Grönlund<sup>15)</sup>. Endlich sind hier noch einige Forscher hervorzuheben, welche, wie Cramer<sup>16)</sup> und Magnus<sup>17)</sup>, in Specialarbeiten anderer Tendenz

1) Sempolowski, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Samenschalen. Inaug.-Dissert., Leipzig 1874.

2) Georg Lohde, Ueber die Entwicklungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Dissert., Leipzig 1874 (Schenk-Luerssen Mittheil. II. Leipz. 1875).

3) Kudelka, Ueber die Entwicklung und den Bau der Frucht- und Samenschale unserer Cerealien. (Landw. Jahrb. von Nathusius und Thiel, Berlin 1875.)

4) Fr. Fickel, Ueber die Anatomie und Entwicklung der Samenschalen einiger Cucurbitaceen, Leipzig 1874. (Botan. Zeitg. 1876, p. 738 ff.)

5) Röber, Ueber die Entwicklungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Reichenbach i. V. 1877. Schul-Progr. No. 464.

6) F. H. Hänlein, Bau und Entwicklung der Samenschale von *Cuscuta europ.* Berlin 1878.

7) E. Bachmann, Darstellung der Entw.-Gesch. u. d. Baues der Samenschalen der Scrofularineen. Halle 1881 und Nova Acta der Kaiserl. Leop. Carol. Deutsch. Akad. der Naturforsch., Bd. XLIII, No. 1.

8) Koch, Zur Entwicklungsgeschichte der Cuscuten (Verhandl. des Heidelb. naturhistor.-medicin. Vereins), Heidelberg 1880.

9) Haberlandt, Ueber die Entwicklungsgeschichte und den Bau der Samenschale von *Phaseolus*. (Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1877, Bd. 75, I.)

10) A. Voigt, Ueber den Bau und die Entwicklung des Samens und des Samenmantels von *Myristica fragrans*. (Inaug.-Dissert.) Göttingen 1885.

11) G. Lindau, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Samen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1891, Bd. IX, p. 274—279.

12) A. Gris, Note sur le développement de la graine du Ricin. (Ann. des scienc. nat., 4. série, t. XV, 1861, p. 5 ff. et t. XVII, Paris 1862, p. 313 ff.)

13) J. Chatin, Développement de l'ovule et de la graine dans les Scrophularinées, Solanées, Borraginées et Labiées. (Ann. scienc. nat., t. XIX, 5. série, 1874.)

14) Delpino, Contribuzioni alla storia dello sviluppo del regno vegetale. I. Smilacee. (Genova 1880.)

15) Grönlund, Forskellen mellan fröenes ydre udseende hos *Pedicularis silvatica* og *P. palustris* betragtet i forhold til deres udviklingshistorie. (Botanisk Tidsskrift Bd. IV.)

16) Cramer beschreibt in seiner Mittheilung: „Ueber das Vorkommen und die Entstehung einiger Pflanzenschleime“ die Entwicklung und den Bau der Leinsamen. (cfr. Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuch., Zürich 1855.)

17) P. Magnus, Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Najas* L., Berlin 1870. Jahrb. f. wiss. Botanik. XXV.

auf die Entwicklung und den Bau der Samen einzelner Pflanzenarten eingehen.

Viel grösser finden wir indessen (namentlich in den letzten Jahren, wie ich bereits hervorhob) die Anzahl derjenigen Autoren, welche ohne Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte den Bau reifer Samen bezw. der Samenschalen erörtern. Ich greife aus der reichen hierher gehörigen Litteratur nur einige der neueren Arbeiten heraus, wie diejenigen von Berg<sup>1)</sup>, Schroeder<sup>2)</sup>, Strandmark<sup>3)</sup>, Gressner<sup>4)</sup>, Schumann<sup>5)</sup>, Herlant<sup>6)</sup>, Chalon<sup>7)</sup>, v. Höhnel<sup>8)</sup>, Nobbe<sup>9)</sup>, Beck<sup>10)</sup>, Godfrin<sup>11)</sup>, Marloth<sup>12)</sup>, Pirotta<sup>13)</sup>, Kjaerskou<sup>14)</sup>, Harz<sup>15)</sup>, Jumelle<sup>16)</sup>, Tschirch<sup>17)</sup>, Zoebl<sup>18)</sup>, Holfert<sup>19)</sup> u. A.

Der Verfasser geht auf Seite 41—45 ausführlich auf die Entwicklungsgeschichte der Samenschalen verschiedener Najas-Arten ein.

- 1) Berg, Anatomischer Atlas zur pharmaceutischen Waarenkunde. Berlin 1869.
- 2) Schroeder, Untersuchung der Samen der Brassica-Arten. Landw. Versuchstationen, Bd. XIV, 1871.
- 3) J. Edv. Strandmark, [Bidrag till kännedomen om fröskalets byggnad. Dissertat. Lund, 1874.
- 4) Gressner, Zur Keimungsgeschichte von Cyclamen. (Botan. Ztg. 1874.)
- 5) Schumann, Bau der Samenschale von Canna. (Botan. Ztg. 1874, p. 190.)
- 6) Herlant, Caractères microscopiques de quelq. graines officinales, Bruxelles.
- 7) Chalon, La graine des Légumineuses. Mons 1875.
- 8) Höhnel, Morphologische Untersuchungen über die Samenschalen der Cucurbitaceen und einiger verwandten Familien. Wien 1876.
- 9) Nobbe, Handbuch der Samenkunde. Berlin 1876.
- 10) Beck, Die Samenschale einiger Leguminosen. (Sitzungsber. d. k. k. Acad. d. Wiss. zu Wien 1878, Bd. 77, I.)
- 11) Jul. Godfrin, Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes. Nancy 1880.
- 12) R. Marloth, Mechan. Schutzmittel der Samen. (Engl. Botan. Jahrbüch. 1883, Bd. IV, p. 225 ff.)
- 13) R. Pirotta, Sulla struttura del seme nelle Oleacee. (Annuario R. Istit. bot. di Roma, Vol. I, part. 1, Roma 1884.)
- 14) H. Kjaerskou, Sur la structure du test de quelques sortes de „Colza indien“. (Botanisk Tidsskrift, Bd. XIV, 1885.)
- 15) O. Harz, Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.
- 16) H. Jumelle, Sur les graines à deux téguments. (Ball. Soc. bot. de France, t. XXXV, 1888.)
- 17) A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie. Wien und Leipzig 1889.
- 18) A. Zoebl, Der anatomische Bau der Fruchtschale der Gerste. (Verhandl. Naturf. Ver. Brünn, Bd. XXVII, p. 1—26.)
- 19) J. Holfert, Die Nährschicht der Samenschalen. Flora 1890, p. 279 ff.

Vergleicht man diese chronologisch geordnete Liste, so drängt sich unmittelbar die Empfindung auf, dass bei allem Verdienst, welches diesen letzterwähnten Arbeiten gebührt, doch in der gründlichen Kenntniss der Samen eine wesentliche Lücke eintreten musste. Diese Empfindung steigert sich, je tiefer man in die angeführte Litteratur eindringt. Es tragen dazu wesentlich die grösseren zusammenfassenden Werke bei, welche fast ausschliesslich Erzeugnisse deutschen Fleisses sind und in denen leider die Entwicklungsgeschichte unverhältnissmässig wenig, zum Theil gar nicht zum Ausdruck gebracht wird. In Folge dessen finden sich in ihnen vielfache Irrthümer verzeichnet, welche bei Berücksichtigung der Histogenese kaum untergelaufen wären. Hierzu kommt, dass auch die entwicklungsgeschichtlich gehaltenen Arbeiten zum grossen Theile noch einer Vertiefung bedürfen.

Ich unternahm es daher auf die freundliche Anregung des Herrn Dr. Carl Müller eine Reihe von Samen einer möglichst eingehenden, entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zu unterwerfen. Nachdem ich bereits im Laufe des Winter-Semesters 1890/91 eine selbstständige Thätigkeit in der angegebenen Richtung begonnen hatte, zog ich es im Interesse der intensiveren Bearbeitung vor, mich ausschliesslich meiner Aufgabe zu widmen. Hierzu gab mir Herr Professor Kny die entsprechende Gelegenheit, indem er mir in liebenswürdigster Bereitwilligkeit gestattete, meine Studien im pflanzenphysiologischen Institut der hiesigen königl. Universität fortzusetzen. Herrn Professor Kny spreche ich hierfür, sowie für die mannigfachen Rathschläge und das stete freundliche Interesse, welches er dem Fortgang meiner Arbeiten entgegenbrachte, den innigsten Dank aus.

In gleicher Weise fühle ich mich Herrn Privatdocenten Dr. Müller zu besonderem Danke verpflichtet für die liebenswürdige und dauernde Unterstützung, welche er mir während der Zeit meines Arbeitens im genannten Institute zu Theil werden liess.

Mit gütiger Erlaubniss des Herrn Professor Engler verschaffte ich mir das zur Untersuchung benutzte Material aus den Beständen des hiesigen königl. botanischen Gartens. Ferner unterstützten mich die Herren Professor Magnus und Dr. Pax mit Litteratur sowie mit werthvollen Materialien. Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen genannten Herren an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.



Während der drei Semester, welche ich meinen Untersuchungen widmete, erschienen mehrere Arbeiten, welche das von mir gewählte Thema berührten, zum Theil dieselben Familien behandelten, vor Allem aber genau mit derselben unverkennbaren Absicht unternommen waren, die Entwicklungsgeschichte als den allein zum Ziel führenden Weg der Aufklärung wieder in den Vordergrund treten zu lassen. Es war mir dies um so erfreulicher, als ich darin den Beweis erblicken durfte, dass ich mich auf dem richtigen Wege befand. Zunächst wurden in der „Revue générale de Botanique, T. III, 1891“ von Marcel Brandza eine Reihe Mittheilungen unter dem Titel „Développement des téguments de la graine“ veröffentlicht. Das Erscheinen dieser Arbeit veranlasste mich, im Sitzungsbericht der „Pharmaceutischen Gesellschaft“ vom 14. Mai 1891 eine vorläufige Mittheilung zu bringen: „Ueber das Verhältniss der Integumente der Samenanlagen zu den Samendecken der reifen Samen.“ Ich legte in dieser Mittheilung speciell meine Untersuchungen über die Samen der Umbelliferen nieder, welche übrigens von Brandza unberührt gelassen wurden. Später veröffentlichte E. Tanfani<sup>1)</sup> im „Nuovo Giornale Bot. Ital.“ eingehende und interessante Beobachtungen über Frucht und Samen der Apiaceen. Er hebt in seinen Ausführungen ausdrücklich hervor, dass so viele Forscher, von denen die Entwicklungsgeschichte nicht berücksichtigt worden, die thatsächliche Grenze zwischen Fruchtwandung und der Testa der reifen Samen verfehlt und dementsprechend falsche Ansichten verbreitet hätten<sup>2)</sup>.

Die vorzüglichsten Darstellungen in dem von mir angestrebten Sinne gab jedoch Alph. Meunier<sup>3)</sup> in zwei von äusserst sorgfältig ausgeführten Tafeln begleiteten Specialarbeiten über Samendecken der Cyclospereen und Papaveraceen, welche in den Jahren

1) E. Tanfani, *Morfologia ed istologia del frutto e del seme delle Apiacee*. (Nuovo Giornal. Botan. Ital., Vol. XXIII, No. 3, p. 451.)

2) Analoge Missgriffe in der Deutung sind auch früher schon mehrfach berichtigt worden. So hat nach den Angaben von Magnus (cfr. loc. cit., p. 6) erst Arth. Gris die eigentliche Grenze zwischen Samen und Pericarp von *Najas* festgestellt.

3) Alph. Meunier, *Les téguments séminaux des Cyclosperees*, 1. Partie. Extr. de la revue „La Cellule“, t. VI, 2. fascicule. Louvain 1890.

Alph. Meunier, *Les téguments séminaux des Papaveracées*. Extr. de la revue „La Cellule“, t. VII, 2. fascicule. Louvain 1891.

1890 und 1891 in der Revue „La Cellule“ zum Abdruck gelangten. In der letztgenannten Arbeit unterzieht Meunier die Brandza'schen Untersuchungen einer herben Kritik, die mir insoweit berechtigt erscheint, als man Brandza den Vorwurf einer allzu cursorischen Behandlung des Gegenstandes nicht ersparen kann. Auch ich halte es im Interesse einer gründlichen Aufklärung der Thatsachen für vortheilhafter, nur wenige Familien, bezw. einzelne Vertreter solcher, eingehend entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen und habe darin das Ziel meiner Arbeit erblickt.

Was die folgende Darstellung betrifft, so behandelt dieselbe sowohl Samen, welche aus einer Anlage mit nur einem Integument (Umbelliferae und Convolvulaceae) als auch Samen, welche aus Anlagen mit zwei Integumenten (Onagraceae, Sapindaceae, Tropaeolaceae) hervorgehen. Ich lege diesen Gesichtspunkt der Eintheilung des speciellen Theiles zu Grunde.

## Specieller Theil.

### A. Samen aus Anlagen mit nur einem Integument.

#### I. Umbelliferae.

Bekanntlich entwickeln sich die Umbelliferenfrüchte aus einem unterständigen, zweifächerigen, aus zwei medianen Carpiden gebildeten Fruchtknoten. Jedes Fruchtfach umschliesst eine vom oberen Innenwinkel herabhängende, anatrop-epitrope Samenanlage<sup>1)</sup>, deren Nucleus von nur einem, gewöhnlich mächtig entwickelten Integumente umhüllt wird. Ich habe die Entwicklung der Samenanlage eingehend für

#### *Foeniculum capillaceum* Gilib.

verfolgt. Im jugendlichen Stadium (Taf. IV, Fig. 1) zeigt die-

1) Betreffs der von mir befolgten Nomenclatur schliesse ich mich C. Müller (cfr. Medicinalflora, Berlin 1890, p. 29 ff.) an. Insbesondere gilt dies bezüglich der von Agardh eingeführten Bezeichnungen epitrop und apotrop, welchen C. Müller noch die Unterscheidung von pleurotrop hinzufügt. Man umgeht hierbei die schwerfälligen, noch vielfach üblichen Beschreibungen, wie „hängende Samenanlage mit nach innen gewandter (ventraler) Raphe und nach aussen und oben gewandter Mikropyle“ und ähnliche.

selbe einen relativ langen Funiculus, welcher sich an seinem unteren Ende zu dem ca. 20 Zellschichten umfassenden Integument erweitert. Dasselbe krümmt sich schon frühzeitig (Taf. IV, Fig. 2) so nach aussen gegen die Fruchtknotenwand, dass der verhältnissmässig kleine, fast cylindrische Nucellus senkrecht zur Richtung des Funiculus zu stehen kommt. Bei der weiteren Entwicklung tritt die epitrop-anatrophe Krümmung schrittweise deutlicher hervor, bis endlich die völlige Anatropie der Samenanlage hergestellt ist.

Schon frühzeitig zeigt sich im Nucellus der grosse Embryosack, welcher nur von einer einzigen Schicht des Nucellargewebes überzogen ist. In der fertigen Samenanlage ist auch diese Schicht völlig resorbiert, so dass der Embryosack unmittelbar von dem Integumente umschlossen wird<sup>1)</sup>. Ein derartiges frühzeitiges Verdrängen einer einzigen Nucellargewebeschicht ist auch von Strasburger<sup>2)</sup>, Koch<sup>3)</sup> und Kny<sup>4)</sup> für die Entwicklung der Samenanlage von *Monotropa Hypopitys* L. angegeben worden. Nach stattgehabter Befruchtung entwickelt sich im Embryosack reichlich fleischiges Endosperm, in welchem der mit dem Würzelchen nach oben schauende kleine Keimling nahe dem Mikropyleende eingebettet liegt. Mit der schnell fortschreitenden Massenzunahme des den Embryosack völlig ausfüllenden Endosperms tritt, bei allen Umbelliferen im Wesentlichen übereinstimmend, die Resorption der parenchymatischen Gewebe des Integumentes ein.

Die Ursache der Resorption ist auf zwei Umstände zurückzuführen, welche in Correlation mit dem Wachsthum des Endosperms stehen. Einerseits entzieht dasselbe die für sein Wachsthum benötigten plastischen Stoffe der ihm zunächst anliegenden Integumentschicht, und während diese ihrer Inhaltsstoffe beraubt wird, verarmen auch schrittweise die nach aussen folgenden Parenchymschichten an Nährstoffen. Ist schon hierdurch den letzteren die Möglichkeit zum Collabiren gegeben, so wird (und das ist das anderseitige Moment)

1) Ob zwischen dem Integumente und der Membran des Embryosackes noch Membranreste des resorbierten Nucellargewebes vorhanden sind, lässt sich mit Sicherheit nicht feststellen, ist jedoch durchaus wahrscheinlich.

2) Strasburger, Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878, p. 34 und Taf. III, Fig. 105—108.

3) Koch, cfr. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XIII, p. 219.

4) Cfr. Kny, Botan. Wandtafeln, VIII. Abtheil., Taf. 81 und Text, p. 357.

durch das Zusammenwirken von radialem und dem damit verknüpften peripherischen Drucke das inhaltslose Integumentgewebe zusammengepresst<sup>1)</sup>).

Die vor dem Endosperm her fortschreitende Resorption ergreift nach und nach alle peripherwärts folgenden Schichten des Integuments, bis endlich sämtliche Innenschichten des Integuments, mit Ausschluss der das einfache Raphebündel umgebenden, vernichtet sind. Es bleibt nur eine einzige Schicht erhalten, welche mit der äusseren Epidermis des ursprünglichen Integumentes identisch ist (Taf. IV, Fig. 3).

Was nun das das Raphebündel umgebende Gewebe auf der Fugenseite des Samens anbetrifft, so wird auch dieses seiner Inhaltsstoffe beraubt und trocknet in alten ausgereiften Samen zu einer gewöhnlich bräunlichen Masse zusammen, ohne dass eine vollständige Resorption unter Zusammendrücken der Zellwände eintritt. Bemerkenswerth ist aber, dass sich mit wenigen Ausnahmen bei allen Umbelliferen die nunmehr als Samenhaut fungirende Epidermis des Integuments lückenlos der inneren Epidermis des den Samen umschliessenden Pericarps anlegt. Dieses enge Anschmiegen des Samens an das Pericarp wird natürlich durch die Volumenzunahme der Samenanlage auf ihrem Wege zur Samenbildung bedingt. Beschränkt man sich nun darauf nur reife Samen, namentlich auf Querschnitten, zu untersuchen, so erhält man häufig den Eindruck, als bilde die innere Epidermis des Pericarps zusammen mit der Epidermis des Integuments eine zweischichtige Samenschale. Da nun häufig die Innenepidermis des Pericarps durch kräftigere Wände oder durch Einlagerung von Farbstoffen noch deutlicher hervortritt als die sich schwächer bräunende Epidermis des Integuments, so ist die letztere vielfach übersehen oder doch nicht richtig gedeutet worden. Die erste Aufklärung verdanken wir G. Jochmann<sup>2)</sup>, welcher bei der Besprechung der Integumentresorption (cfr. loc. cit., p. 24) angiebt: „Dum totum integumentum resorbitur, ejus epithelium solum

---

1) Auf Grund derartiger Resorptionserscheinungen hat Tschirch die dem Untergange anheimfallenden Schichten der Samenanlage als „Nährschicht“ bezeichnet (cfr. Angewandte Pflanzenanatomie, p. 459). Die Untersuchung derselben bildet den Gegenstand der oben citirten ausführlichen Arbeit von Holfert.

2) G. Jochmann, De Umbelliferarum structura et evolutione nonnulla. Inaug.-Dissertat. Vratislav, 1854.

restat" . . . . . „Nascitur inde membranula . . . . quae tamen re vera sola totius testae vire fungitur“. Dieser „Aufklärung entsprechen die Darstellung und die Abbildungen, welche Harz in seinem „Handbuch der Samenkunde“ (cfr. p. 1032 ff.) giebt. Wenn in einigen Figuren zwischen der Innenepidermis des Pericarp und der als Testa fungirenden Integumentepidermis ein Zwischenraum gelassen ist, so geschah dies wohl aus didactischen Rücksichten. Aus den im Uebrigen sehr schön ausgeführten Querschnittsbildern durch die Mericarpien von Conium, Foeniculum und der Ajowanfrucht, welche Tschirch in seiner „Angewandten Anatomie“ (cfr. Fig. 549, 567 und 579) bietet, ist der Gegensatz zwischen Pericarp und Testa nicht ersichtlich.

Ist die Epidermis des Integuments, wie es bei der Mehrzahl der Umbelliferen zutrifft, aus tangential, stark abgeplatteten Zellen ohne beträchtliche Wandverdickungen gebaut, so können dieselben im reifen Samen, namentlich auf der Rückenseite desselben, durch den Druck gegen das Pericarp so flach werden, dass die tangentialen Innen- und Aussenwände sich gegenseitig berühren. Die Testa ist an diesen Stellen also auf ein anscheinend structurloses Häutchen reducirt. Ein völliges Schwinden konnte ich nie beobachten. Deshalb sind die von L. Courchet gegebenen Abbildungen von Foeniculum und Aethusa Cynapium<sup>1)</sup> als direct falsch zu bezeichnen. Wie ich durch meine Untersuchung die Jochmann'schen Angaben durchaus bestätigen konnte, so stimmt auch Tanfani in seiner Darstellung mit Jochmann überein<sup>2)</sup>. Umsomehr muss es auffallen, dass auf den vier die Tanfani'sche Arbeit begleitenden Tafeln das punctum saliens verfehlt worden ist. Nur in zwei Figuren [cfr. loc. cit. Taf. 5, Fig. 8 (Chaerophyllum aureum L.) und Taf. 6, Fig. 2 (Conium maculatum L.)] tritt der wahre Sachverhalt klar hervor.

Was nun die Aussparung des Parenchymgewebes auf der Raphe-seite der Umbelliferensamen betrifft, so steht dieselbe mit der Entwicklung des Endospermkörpers im engsten Zusammenhange.

1) Lucien Courchet, Les Ombellifères. Montpellier 1882, pl. III, Fig. 6, 7 und 8.

2) Cfr. cit. loc. p. 466.

Dass die ausführliche Arbeit von Tanfani im Jahre 1891 nach meiner citirten vorläufigen Mittheilung erschien, habe ich schon oben berührt.

Es mag hier zunächst darauf hingewiesen werden, dass der Endospermkörper nicht immer auf den Querschnitten die centrale Gewebemasse des jungen Samens ausmacht. Im Grossen und Ganzen zeigt sich vielmehr eine Neigung zu excentrischer Lagerung derart, dass der Endospermkörper der Dorsalseite des Samens genähert ist. Am auffälligsten tritt diese Excentricität bei der Samenentwicklung von *Myrrhis odorata* L., überhaupt bei allen der Gruppe der *Campylospermae* angehörigen Umbelliferen hervor. Bei letzteren sieht man die der Fruchtscheidewand zugekehrte Endospermfurchung von dem Parenchymgewebe vollständig ausgefüllt, so dass es den Gedanken an einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Endosperms und jenes Parenchyms nahe legt. Ein entscheidendes Urtheil lässt sich jedoch nicht geben. Man wird zunächst anzunehmen geneigt sein, die Parenchymmasse stehe in Abhängigkeit von der Form, in welcher sich das Endosperm unter den angeführten Resorptionerscheinungen ausbildet. Damit ist dann durchaus noch nicht erklärt, warum das Endosperm nicht auch längs der Innenfurchung die Resorption bewirkt. Mechanische Gründe verhindern die Resorption jedenfalls nicht, da das ausgesparte Parenchym nicht anders gebaut ist, als das der Resorption anheimfallende. Auch physiologische Gründe können für ein ungleiches Verhalten der Innen- und Aussenseite des Endospermkörpers kaum geltend gemacht werden. Höchstens könnte man daran denken, dass der Gasaustausch und die Sauerstoffzufuhr durch die Aussenwand des Pericarps leichter möglich sei, als durch das Griffelpolster und die Fugenwände.

Umgekehrt lässt sich aber auch annehmen, dass die Endospermfurchung in ihrer Gestalt bedingt wird durch die Eigenschaften des sie ausfüllenden Gewebes; denn dieses würde ja zunächst von den abweichenden Bedingungen für Gasaustausch und Sauerstoffzufuhr betroffen werden. Mir scheint es aber von principieller Bedeutung zu sein, dass in dem Parenchymgewebe das Raphebündel verläuft, und es kann nicht bezweifelt werden, dass durch dasselbe ein gewisses Quantum der für die Endosperm- und Embryoentwicklung benötigten Stoffe dem heranreifenden Samen zugeführt wird. Beginnt nun die Resorption durch das Endosperm, so wird dem vom Raphebündel abgekehrten, also der Aussenwand des Pericarps zugewandten Integumentgewebe die Zufuhr der plastischen Stoffe beschränkt bzw.

abgeschnitten, während das durch beständige Stoffzufuhr bereicherte Gewebe der Rapheseite natürlich schwerer erschöpft wird. Für diese letztere Annahme sprechen später zu erörternde Verhältnisse, wie ich sie bei *Ipomoea purpurea* L. beobachtet habe, ganz besonders aber der Umstand, dass sich trotz der weitgehendsten Resorption das Raphebündel bis zuletzt erhält.

Vor der Hand wird man natürlich keine der beiden besprochenen Möglichkeiten als die allein richtige ansehen dürfen, und wir müssen es mit der Ansicht bewenden lassen, dass die Ausbildung der mehr oder weniger tiefen Endospermfurche und das Erhaltenbleiben des sie ausfüllenden Parenchymgewebes in „Correlation“ zu einander und zu dem Verlaufe des Raphebündels stehen. Seiner Entwicklung nach könnte man das Parenchym als Perisperm bezeichnen, obwohl es besser ist, diesen Begriff ausschliesslich auf Reservestoffe speichernde Reste des Nucellus zu beschränken. Dass das erwähnte Parenchym und das Raphebündel erhalten bleiben, ist schon von Jochmann richtig angegeben worden, indem sich derselbe (cfr. loc. cit., p. 24) mit folgenden Worten äussert: „raphe parenchyma . . . non accurate ab integumenti parenchymate distinctum est. Non tamen resorbetur, sed restat et maturo semine plerumque arescit“. Im Anschluss hieran verweist er auf die von der Gestaltung des Endosperms abhängige Form bei den Campylospermen. Um so auffälliger muss es erscheinen, dass Courchet noch 1882 (cfr. loc. cit., p. 49) das Parenchym als dem Pericarp angehörig bezeichnet und dasselbe in Fig. 5 auf Taf. III dementsprechend andeutet.

Meine obigen Mittheilungen stützen sich auf die Untersuchungen von

#### I. Orthospermae.

##### Ammieae.

*Carum Carvi* L. *Pimpinella Anisum* L. *Bupleurum rotundifolium* L. *Petroselinum sativum* Hoffm.

##### Seselineae.

*Foeniculum capillaceum* Gilib. *Oenanthe Phellandrium* Lam. *Aethusa Cynapium* L.

##### Peucedaneae.

*Anethum graveolens* L.

## II. Campylospermae.

## Caucalineae.

Cuminum Cyminum L. Scandix pecten  
veneris L. Myrrhis odorata (L.) Scop.

## III. Coelospermae.

Coriandrum sativum L.

Betreffs der aus diesen Einzeluntersuchungen sich ergebenden Resultate sind nur wenige Punkte beachtenswerth. Ein völliges Schwinden des Parenchymrestes fand ich bei Oenanthe, Aethusa, Scandix und Coriandrum. Eine minimale Andeutung desselben bei Anethum und Petroselinum. In den übrigen Fällen war der Parenchymrest mehr oder weniger umfangreich. Gewöhnlich ist die ihn überziehende Epidermis zartwandiger als an den Stellen, wo sie im reifen Samen dem Endosperm unmittelbar aufliegt. Bei Foeniculum tritt die Raphe in der Mediane des Samens abgesetzt wulstförmig hervor, weshalb gewöhnlich zu beiden Seiten derselben der Same der Fugenwand nicht eng anliegt (Taf. IV, Fig. 3). Bei Myrrhis hängt der Same an einem ausserordentlich langen Funiculus völlig frei im Fruchtfach. Es tritt hier also keine Vereinigung zwischen Pericarp und Samenhaut ein. Tanfani hat übrigens bei einigen Campylospermen in dem reich entwickelten Rappheparenchym ölführende Secretkanäle beobachtet. Bezüglich dieser Fälle möchte ich auf die citirte Arbeit verweisen. Dieselbe erhält insofern noch einen erhöhten Werth, als ihr eine sorgfältige Zusammenstellung der bisher erschienenen und recht umfangreichen Litteratur über die Familie der Umbelliferen vorangeht. Eine gute historische Uebersicht, vom Jahre 1763 beginnend, findet sich auch in der Dissertation von Bartsch<sup>1)</sup>, in welcher der Verfasser den anatomischen Bau einiger Umbelliferenfrüchte bespricht, ohne indessen auf ihre Entwicklung näher einzugehen, wie aus der Fassung des Titels seiner Dissertation vermuthet werden sollte.

---

1) Eugen Bartsch, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Umbelliferenfrüchte. I. Theil. Von der Blüthe bis zur Fruchtreife. Inaug.-Dissert. Breslau 1882,



## II. Convolvulaceae.

Der Bau der Samenschale bei der Familie der Convolvulaceen ist von Strandmark<sup>1)</sup>, Lohde<sup>2)</sup>, Harz<sup>3)</sup> und Holfert<sup>4)</sup> untersucht und beschrieben worden. Ueber den morphologischen Aufbau des Gynaeceums und der reifen Samen geben die bekannten systematischen Werke, besonders Baillon's „Histoire des plantes“, bis auf einige Punkte genügenden Aufschluss.

Bei der von mir zunächst zur Untersuchung herangezogenen

*Ipomoea purpurea* L.,

deren Fruchtknoten bekanntlich, abweichend von den übrigen Convolvulaceen, aus drei syncarpen Fruchtblättern besteht, enthält jedes Fach zwei collaterale, im unteren Innenwinkel eingefügte, aufsteigend anatrop-apotrope Samenanlagen. Ueber die Gestalt dieser Anlagen, ihre Insertion, die Lage der Mikropyle und die Ausbildung des nach der allgemeinen Regel für die Sympetalen einfachen Integumentes liegen keinerlei für das Verständniss genügende Angaben vor. Ich finde nur bei Baillon (cfr. Histoire des plantes, t. V, p. 305) die Fussnote: „Avec un tégument unique, incomplet“. Lohde, Strandmark, Harz und Holfert erwähnen die Mikropyle und auch die Abgrenzung des Integumentes gar nicht, obwohl für eine entsprechende Aufklärung des Samenbaues die genaue Kenntniss der einschlägigen Verhältnisse unumgänglich nothwendig ist.

Die Insertion der Samenanlage weicht von den bisher bekannten typischen Fällen beträchtlich ab. Auf genau median geführten Längsschnitten sieht man einen schwach gekrümmten, verhältnissmässig schmalen Funiculus, welcher sich besonders bei halbreifen Samen im scharfen Winkel gegen die Raphekante absetzt. Auf der vorderen, der Mikropyleseite, steigt die Grenzlinie des Funiculus fast senkrecht auf, um unter scharfer Krümmung als Grenzlinie des Integuments umzuwenden und gegen die Mikropyle bzw. über diese hinaus bis zum unteren Scheitel der Samenanlage abzusteigen (Taf. IV, Fig. 4, 5). Unmittelbar hinter dieser Grenzlinie wölbt

1) Strandmark, cfr. loc. cit., p. 31 u. 32.

2) Lohde, cfr. loc. cit., p. 67—72.

3) Harz, cfr. loc. cit., p. 753.

4) Holfert, cfr. loc. cit., p. 308.

sich (unterhalb des Funiculus liegend) ein Gewebepolster hervor, dessen Zellen eine gleiche Beschaffenheit wie die des leitenden Gewebes des Griffels zeigen. Letzteres setzt sich durch die Mittelsäule des Fruchtknotens unmittelbar in das Polster fort. Da nun das Polster die Mikropyle überdeckt, so ist dasselbe zweifellos als ein „Obturator“ zu deuten und ein analoges Gebilde, wie die Obturatoren der Euphorbiaceen. Besonders interessant ist aber die Thatsache, dass der Funiculus zu beiden Seiten des Polsters derartig mit dem Integument durch eine Gewebebrücke verwächst, dass das Polster gleichsam wie in einer nach unten geöffneten Tasche eingeschlossen ist. Diese etwas complicirten räumlichen Verhältnisse werden übrigens durch die weiterhin folgende Betrachtung der Querschnitte noch leichter verständlich werden. Ich bemerke jedoch schon hier, dass bereits vor der Samenreife die Seitenwände der Tasche einreissen und unter Vernarbung als zwei seitliche Kanten nach dem unteren Scheitel des Samens verlaufen. Die zwischen ihnen liegende concave Fläche werde ich als Innenfläche des Samens bezeichnen.

Untersucht man die Samenanlagen in ganz jungen Blütenknospen, welche noch so wenig entwickelt sind, dass noch nicht einmal die Krone zwischen den deutlich nach  $\frac{2}{5}$ -Stellung sich deckenden Kelchblättern sichtbar ist, so sieht man in der oberen Hälfte der Anlage einen unverhältnissmässig kleinen cylindrischen, nach der Mikropyle abgerundeten Nucellus, aus zarten, langgestreckten Zellen bestehend. Derselbe wird aber bald durch den weitlumigen Embryosack ersetzt, welcher, wie bei den Umbelliferen, frühzeitig das gesammte ihn umhüllende Nucellargewebe resorbirt, so dass zur Zeit der Empfängnissreife der Embryosack unmittelbar von dem dickfleischigen Integumente umhüllt wird<sup>1)</sup>.

Für die fernere Entwicklung der Samenschale kommt also nur noch das Integument in Betracht. — Die fertig entwickelte Samenanlage (Taf. IV, Fig. 4) lässt bereits ein einfaches durch den Funiculus eintretendes Raphebündel erkennen. Das vielschichtige Integument ist jetzt mit Stärkekörnchen dicht erfüllt. Besonders gilt dies von seinem centralen Theile, welchen man bei mässig dicken

---

1) In den jüngsten der von mir beobachteten Zustände der Samenanlagen war die Mikropyle noch weit geöffnet.

Schnitten als einen fast schwarzen Streif von der Chalaza bis dicht zur Mikropyleöffnung verfolgen kann. Durch Einwirkung sehr verdünnter alkoholischer Kalilauge verquoll die Stärke in den peripherischen Schichten vollständig. Hierdurch trat der schwarze Mittelstreif in der Anlage noch schärfer hervor und legte sogar den Gedanken nahe, dass der Nucellus möglicher Weise in der Verlängerung des Embryosackes eine langgestreckte Kernwarze bilde. Bei der Zufügung stärkerer wässriger Kalilauge verschwand jedoch durch das Verquellen der Stärke der schwarze Streif und zeigte nun die Mikropyle als einen äusserst feinen, fast linienförmigen Kanal, welcher sich in der Mediane der Anlage unter bogigem Verlaufe gegen den unter dem Funiculus gelegenen Obturator wendet. Die Mikropyle liegt mithin nicht an der äussersten untersten Spitze der Samenanlage<sup>1)</sup>.

Die Anthese der Ipomoeablüthen beschränkt sich bekanntlich nur auf wenige Morgenstunden. Ich untersuchte nun befruchtete Samenanlagen etwa 24 Stunden nach der Anthese und konnte die Pollenschläuche in ihrem Vordringen durch das leitende Gewebe und den sich daran anschliessenden Obturator verfolgen. Ich sah auch wiederholt die Pollenschlauchspitze sich in die Mikropyle einzwängen, und in anderen Fällen setzte sich der Pollenschlauch im Mikropylekanal bis an die Spitze des Embryosackes fort. Auch an ziemlich weit entwickelten Samen, welche den Embryo mit dem keulenförmigen Suspensor in der Embryonalhöhle zeigten (Taf. IV, Fig. 5), lässt sich die Mikropyle deutlich erkennen, weil sich der vom Plasma entleerte Pollenschlauch streckenweise mit gummiartigen Inhaltsmassen füllt<sup>2)</sup>. In Spiritus-Material macht sich die Gegend des

1) Der beobachtete schwarze Centralstreif wird, wie sich durch die Behandlung mit Kalilauge herausstellte, durch zwei den Mikropylekanal umgebende Zellschichten gebildet, deren langgestreckte Zellen mit Stärke lückenlos erfüllt sind.

2) Die Ausscheidung solcher Massen in Pollenschläuchen ist schon mehrfach beobachtet. Cfr. hierzu:

Strasburger, Botan. Practicum, Jena 1884, 2. Aufl. 1887, p. 505, ausführlicher in „Befruchtung und Zelltheilung“, p. 22.

Degagny, Sur le tube pollinique, son rôle physiologique, réaction nouvelle des dépôts improprement appelés bouchons de cellulose. — Comptes rendus. Paris 1886, t. CII, p. 230—231.

Tomaschek, Ueber die Verdickungsschichten an künstlich hervorgerufenen Pollenschläuchen von Colchicum autumnale. Botan. Centralblatt 1889, No. 27/28 (Bd. XXXIX, No. 1/2), p. 1—5.

Exostoms durch eine bräunliche Färbung bemerkbar, welche den Ort der Mikropyle kennzeichnet, auch wenn dieselbe nicht median durchschnitten wurde.

Die Gesamtform der Samenanlage ist nunmehr die eines Kugelsectors, dessen sphärische, der Raphe gegenüberliegende Fläche ich als Aussenfläche im Gegensatz zu den Seitenflächen bezeichnen will. Diese letzteren treffen im Centrum der Frucht unter einem Winkel von nahezu  $60^\circ$  zusammen, um hier die Raphekante zu bilden<sup>1)</sup>.

Querschnitte durch ältere Samenanlagen zeigen sich (abgesehen von dem unterhalb des Funiculus liegenden Abschnitte) bis zur völligen Samenreife als gleichschenklige Dreiecke, deren Spitze der Raphe, deren Schenkel den Seitenflächen und deren bogig gekrümmte Basis der Aussenfläche des Samens entspricht (Taf. IV, Fig. 7—9).

Will man sich über die Morphologie der halbreifen und reifen Samen unterrichten, so sind Längs- und Querschnittsbilder zu Rathe zu ziehen. Entfernt man die Samenschale einer der Seitenflächen, so wird das bei reifen, ausgetrockneten Samen hornartige, in halbreifen oder in Wasser gequollenen Samen schleimige Endosperm blossgelegt. Von diesem lässt sich eine der Seitenfläche entsprechende Lamelle abheben, wodurch die seitlichen Lappen der gekrümmten Kotyledonen freigelegt werden. Die Kotyledonen liegen unmittelbar aufeinander. Entfernt man die Kotyledonarlappen, so trifft man wiederum auf eine Endospermlamelle. Das Endosperm überdeckt mithin die Aussenseiten beider Kotyledonen. Nimmt man auch die letzterwähnte Endospermlamelle fort, so wird das Würzelchen, die mittlere Parthie der Kotyledonen und eine weit von der Raphe aus in das Sameninnere vorspringende Scheidewand, ein Septum, freigelegt (Taf. IV, Fig. 6).

Noch besser ist diese Scheidewand auf median geführten Längsschnitten zu beobachten. Solche Medianschnitte (Taf. IV, Fig. 5) zeigen, dass das Raphebündel am oberen Ende der Nabelfläche aus dem Funiculus in die Samenanlage eintritt. Dasselbe verzweigt sich dann unmittelbar nach seinem Eintreten in der Weise, dass es einen Hauptstrang, längs der Raphekante dicht unter der Oberfläche

1) Der Winkel  $60^\circ$  ergibt sich wegen des Vorhandenseins der sechs Samenanlagen. Bei den bicarpellaten Convolvulaceen muss die Raphekante natürlich  $90^\circ$  ausmachen, so bei der im Folgenden besprochenen *Ipomoea sibirica* Jacq.

verlaufend, nach oben sendet. Dieses Bündel, welches ich im Gegensatz zu den weiteren Verzweigungen mit „Aussenbündel“ bezeichnen werde, folgt der Aussencontour des Samens bogig über den Scheitel hinweg, wendet dann, in der Mediane abwärts steigend, um und lässt sich dicht unter der Aussenfläche bis an die untere Spitze des Samens verfolgen. Ein zweiter Ast des Raphebündels dringt aber, schief in der Mediane aufsteigend, in das Innere des Samens ein, um am Scheitel desselben mit kurzer Krümmung in das vorerwähnte Aussenbündel einzumünden. Ob dieses „Innenbündel“ als ein einfaches, oder als aus der Vereinigung von zwei parallel dicht nebeneinander verlaufenden hervorgegangen zu betrachten ist, lasse ich dahingestellt. Die Frage ist deshalb schwer zu entscheiden, weil häufig mitten durch dieses Bündel ein Spalt verläuft, welchem die Tracheiden unmittelbar anliegen. Auf Querschnitten sieht man häufig die Bündelmasse rechts und links vom Spalte liegen.

An der Basis dieses Innenbündels zweigt sich ein kurzer, gegen die Mikropyle gerichteter Bündelast ab, welcher unter bogigem Verlauf sich bald wiederum dem Innenbündel nähert und mit ihm verschmilzt. Die dadurch gebildete Schleife wird durch eine Queranastomose mit dem Innenbündel verankert.

Die erwähnte mediane Scheidewand oder das Septum entsteht in der Weise, dass der Embryosack (bezw. die die Embryonalhöhle erfüllende Flüssigkeit) vom Mikropyletheil aus das Innengewebe verzehrt, wodurch die Höhlung für die Radicula in der Richtung gegen die untere Spitze des Samens und der Raum für die vom Endosperm umgebenen gekrümmten Kotyledonen geschaffen werden. Bei diesem Prozesse wird das Mittelfeld zwischen der Raphekante und dem Innenbündel verschont, während das Gewebe rechts und links von diesem Felde resorbiert wird.

Da nun vom ausgesparten Septum der Same nach beiden Seiten symmetrisch gebaut ist, so ergeben die Querschnitte vom Scheitel des jungen Samens nacheinander die auf Taf. IV, Fig. 7—9 gezeichneten Bilder.

Dicht unter dem Scheitel durchsetzt das Septum den Querschnitt von der Raphekante ununterbrochen bis zur Mitte der gegenüberliegenden Aussenfläche. Seine Seiten werden durch ausserordentlich stärkereiche Zellen gebildet, während die Mitte geradlinig von einem Leitbündel durchsetzt wird, welches dem im Scheitel des Samens verlaufenden Theile des Raphebündels entspricht.

Ein etwas tiefer geführter Querschnitt zeigt das Septum aus stärkerreichen Zellen, den Querschnitt des in der Raphekante verlaufenden Bündels und den Querschnitt der an der Aussenfläche herablaufenden Fortsetzung desselben. Zu beiden Seiten des Septums liegt Schleimendosperm, in welchem in symmetrischer Anordnung gekrümmt die oberen Lappen der laubigen Kotyledonen eingebettet sind (Fig. 7).

Auf einem folgenden Querschnitte hebt sich bereits im Septum der Schiefschnitt des Innenbündels ab, während in dem nächsten der Serienschnitte (Fig. 8) das Septum nahe der Aussenfläche unterbrochen ist, mithin eine von der Raphekante in das Sameninnere einschneidende, unvollkommene Scheidewand bildet. In der nach der Aussenfläche gerichteten etwas wulstigen Kante  $x$  verläuft das Innenbündel, hinter welchem nach der Raphekante zu gewöhnlich durch Zerreißen ein spaltenförmiger Intercellularraum entsteht. Die in Taf. IV, Fig. 8 mit  $y$  bezeichnete Spitze rührt davon her, dass sich das Septum, entsprechend dem oberen Bündelverlauf, an der Aussenfläche ein wenig herabzieht, wie es auch Fig. 6 zeigt.

Die weiteren Querschnitte lassen sich unter Zurathziehung des in Taf. IV, Fig. 6 gezeichneten medianen Längsschnittes leicht verstehen. Die Punkte  $x$  und  $y$  rücken weiter auseinander. Zwischen ihnen liegt das Schleimendosperm und die oberwärts getrennten Kotyledonarlappen verschmelzen in der Mediane. Es entspricht dies der tief zweilappigen Gestalt der sich später entfaltenden Kotyledonen<sup>1)</sup>.

Interessant ist es aber, dass durch die vorstehende Erörterung die Correlation zwischen der auffälligen Lappung der Keimblätter und dem Septum im heranreifenden Samen aufgedeckt ist<sup>2)</sup>. Es liegt sogar der Gedanke nahe, dass das widerstandsfähige Innenbündel

1) Cfr. hierzu die Abbildung des Embryos in Baillon's Histoire des plantes, t. V, p. 307, Fig. 194.

2) Das Septum habe ich nirgends in der Litteratur erwähnt gefunden, auch nicht bei Lohde. Nur Harz (cfr. loc. cit., p. 754) spricht in seiner Beschreibung des anatomischen Baues der Samen von *Convolvulus arvensis* L. von einer „Schicht stark comprimierter Parenchymzellen“, welche in der „Raphegegend, eine Gewebelamelle bildend, bis in die Mitte des Samens eindringt“.

Da ausser dieser Notiz jegliche nähere Angabe fehlt und auch l. c. die Fig. VI auf S. 753 nicht genügenden Aufschluss giebt, so muss die Entscheidung, ob die Samen von *C. arvensis* die bei *Ipomoea* gemachten Beobachtungen bestätigen oder nicht, einer weiteren Untersuchung vorbehalten bleiben.

das Aussparen des Septums ursächlich bedingt, weil das sich entwickelnde Endosperm gezwungen wird, das stärkereiche Gewebe rechts und links vom Bündel zuerst zu verzehren. Das die Kante des Septums einnehmende Bündel verhindert dann indirect die Entwicklung der medianen Parthien der Keimblattspreiten.

Es finden hier also genau dieselben Erwägungen Platz, welche ich für die Entwicklung des Endosperms bzw. das Erhaltenbleiben des Rapheparenchyms bei den Umbelliferensamen geschildert habe. In denselben schneidet das Parenchym bei den campylospermen Formen gleichfalls wie eine unvollkommene, von dem Raphebündel durchgezogene Scheidewand in den Endospermkörper ein.

Die mit  $\alpha$  bezeichnete Kante des Septums zeigt, je weiter man abwärts schreitet, eine immer tiefer werdende Sattelfurche, welche endlich zu einer Gabelung führt. Diese Gabel umfasst das ep- und das hypokotyle Glied des Embryos und im Mikropyletheile des Samens (Taf. IV, Fig. 10) die auf dem Querschnitte kreisrund erscheinende Radicula. Zu beiden Seiten der Gabel ziehen sich die Querschnitte der aufeinander liegenden unteren Lappen der Keimblattspreiten durch das Endosperm. Endlich bilden sich unter der Aussenfläche des Samens zwei schwache, dem Umriss der Radicula folgende Leisten, welche schliesslich mit der Gabel des Septums unterhalb der Kotyledonen so verschmelzen, dass die Radicula vollkommen umschlossen wird.

Das Querschnittsbild an dieser Stelle ist noch beachtenswerth wegen der mehr oder minder scharf hervortretenden Kanten. Es sind dies die Stellen, wo die früher erwähnten Gewebebrücken zu beiden Seiten des jetzt geschrumpften Obturators sich von dem Gewebe der Mittelsäule des Fruchtknotens abgetrennt haben. Wie diese Brücken die Tasche des Obturators ursprünglich begrenzen, zeigt das in Taf. IV, Fig. 11 dargestellte Querschnittsbild.

Verfolgt man die Entwicklung des Embryos und des ihn umhüllenden Schleimendosperms auf Quer- und Längsschnitten, so sieht man, wie das Grundgewebe der Samenanlage allmählich bis auf die besprochene Scheidewand verzehrt wird. Die Kante des Septums verläuft dabei unterwärts dicht an der Radicula bis in die Höhe der Plumula. Von dort wendet sie sich, um die sattelförmige Ausbuchtung zu erfahren, unter scharfem Winkel gegen das Innenbündel, um dann längs diesem bis zum Samenscheitel aufzusteigen.

Uebrigens erscheint das Septum auch im unteren Theile rechts und links vom Innenbündel leistenartig verdickt. Bei Spiritus-Material markirt sich die Grenze des Grundgewebes gegen das Endosperm durch tiefe Bräunung des ersteren.

Auffälliger Weise hat Lohde den Aufbau der Convolvulaceensamen vollkommen missverstanden<sup>1)</sup>. Er sagt (cfr. loc. cit., p. 68):

„Im Laufe der Samenreife verlieren die unteren schwammigen Gewebeparthien“ (also das aus grossen, rundlichen Zellen bestehende stärkereiche Parenchym) „ihren Stärkereichthum. Letzterer wird zur Verdickung der Wände theils der dritten Zellschicht, theils des Knospenkernes verwandt. Dieser wird dadurch und durch das Eintrocknen seines plasmatischen Inhalts zum Perisperm. Den körnigen Inhalt der reifen Perispermzellen glaube ich wenigstens für einen plasmatischen ansprechen zu dürfen, denn er färbt sich durch Zusatz von Jod braun. Die verdickten glashellen, das Licht stark brechenden Wände der Perispermzellen quellen in Wasser stark auf, und ihre Gallerte spielt gewiss bei der Ernährung des jugendlichen Pflänzchens eine wichtige Rolle.“

In Wirklichkeit wird schon in der jüngsten Samenanlage der Knospenkern resorbiert, es bleibt also im Samen überhaupt kein Perisperm; denn, wie ich durch meine Untersuchungen gezeigt habe, ist das stärkereiche Grundgewebe der Samenanlage kein Nucellargewebe, sondern das Gewebe des mächtig entwickelten Integumentes (wofür es auch Lohde an anderer Stelle ansieht). Von diesem Gewebe bleiben im reifen Samen nur noch ein Rest des von mir beschriebenen Septums und einige Schichten in der Nabelgegend bestehen und diese Reste als Perisperm zu bezeichnen ist nicht zulässig. Wenn aber Lohde von „körnigem Inhalt der reifen Perispermzellen“ spricht und von „das Licht stark brechenden Wänden der Perispermzellen“, welche in Wasser zu Gallerte aufquellen, so sind das ganz zweifellos die Zellen des Schleimendosperms und dass diese, wie Lohde vermuthet, bei der Ernährung des jugendlichen Pflänzchens eine wichtige Rolle spielen, kann nicht mehr verwundern.

---

1) Er behandelt zwar ausführlich *Convolvulus elongatus* Willd., giebt aber an, dass die Samen von *Ipomoea*, *Pharbitis* und *Quamoclit*, abgesehen von histologischen Unterschieden, vollkommen wie bei *Convolvulus* gebaut sind.



Nach Lohde müsste man ja die Convolvulaceensamen für endospermlos halten. — Ich bemerke an dieser Stelle, dass sich aus gequollenen Samen, namentlich aus solchen, welche kurz vor der Reifezeit in Spiritus gelegt worden sind, das Schleimendosperm leicht unverletzt herauspräpariren lässt.

Der anatomische Bau der befruchteten Samenanlage ist ein verhältnissmässig sehr einfacher (Taf. IV, Fig. 12). Ihre Epidermis besteht aus quadratischen, zunächst dünnwandigen, mit farblosem Plasma erfüllten Zellen. In der Form der Zellen gleichen ihr nahezu die beiden nächstfolgenden Schichten (1 u. 2). Letztere führen aber ausser dem Plasma rundliche, sehr kleine Stärkekörner, welche bei der späteren Ausbildung der Samenschale verschwinden und vermuthlich zum Ausbau der Wände das nöthige Material liefern. Die tieferen Gewebeschichten bestehen aus rundlichen, durchweg gleichartigen, dünnwandigen Parenchymzellen, welche mit rundlichen, grösseren und kleineren Stärkekörnern dicht erfüllt sind. In die von einer Flüssigkeit erfüllte Embryonalhöhle ragt bei befruchteten Anlagen, von der Mikropyle aus, der mit der Embryonalkugel endende, vielzellige Suspensor hinein (Taf. IV, Fig. 5). Erst später füllt sich die Keimhöhle mit den charakteristischen Zellen des Schleimendosperms. Die Zellen desselben lassen ihre Abgrenzung durch Mittelamellen kaum oder nur undeutlich erkennen. Die Schleimmasse, welche den grösseren Theil der Zelle einnimmt und welche zweifellos aus der Metamorphose der Zellwände hervorgeht, ist in den peripherischen Parthien fein gekörnt, nach innen zu homogen und umschliesst ein relativ enges Lumen, welches von stark lichtbrechenden, rundlichen Stärkekörnern vollgepfropft ist. Wo nun der Endospermkörper im Verlauf der weiteren Entwicklung der Samenanlage mit dem stärkereichen Gewebe in Berührung steht, werden die Stärkemassen verzehrt und die sehr zarten Cellulosewände der völlig ausgesogenen Zellen zusammengedrückt, um schliesslich eine papierdünne Lamelle zu bilden.

Während dieser Resorptionsprocess unter Aussparung des oben erwähnten medianen Septums vorwärts schreitet, vollziehen sich in der Epidermis und den beiden unter ihr liegenden Schichten diejenigen Veränderungen, welche zur Bildung der festen Samenschale führen. Die ersten Erscheinungen machen sich an der unteren Spitze der Samenanlage, und von hier aus fortschreitend gegen die Mikro-

pyle und von da bis zum Raphebündel hin geltend. Da die Samenanlage mit ihrer unteren Spitze die Fruchtknotenhöhle nicht ganz ausfüllt, so haben die Epidermiszellen an dieser Stelle Gelegenheit, zu mehr oder minder langen, farblosen Papillen auszuwachsen. Nach der Aussenfläche wie nach der Mikropyle zu nehmen die Papillen an Länge ab.

Gleichzeitig beobachtet man Veränderungen in den beiden unterhalb der Epidermis befindlichen und durch Plasmareichthum ausgezeichneten Zellschichten. Auf dem grösseren Theile der Fläche der Samenanlage vollzieht sich die Aenderung in der Art, dass die Zellen beider der Epidermis sich anschliessenden Zellschichten durch starke radiale Streckung unter gleichzeitiger Einschaltung von Radialwänden zu schmalen Palissadenzellen von fünf-, sechs- und mehrseitiger Prismenform sich umbilden<sup>1)</sup>.

Es ist nun nicht selten, dass einzelne Zellen, besonders der drittfässersten Schicht, durch parallel zur Oberfläche der Samenanlage gerichtete Wände getheilt werden. Die gleiche Erscheinung kann aber auch die Zellen der zweiten Schicht betreffen. Schon hierdurch werden Unregelmässigkeiten in der Ausgestaltung der Palissadenschichten bewirkt. Diese Unregelmässigkeiten wachsen aber dadurch, dass bisweilen die unter der Epidermis gelegene Zellschicht streckenweise dünnwandig bleibt, in welchem Falle auch keine radiale Streckung dieser Zellen erfolgt. Es kann dann wie in Taf. IV, Fig. 13 an Stelle der ersten Schicht unter der Epidermis sich die dritte Schicht palissadenartig entwickeln. In anderen Fällen ist die erste Schicht unter der Epidermis als Palissadenschicht entwickelt, um eine Strecke weiterhin den Palissadencharakter allmählich zu verlieren und in die dünnwandige Form fast quadratischer Zellen überzugehen. Wo aber solche Schwächung der Samenschale oberflächlich stattgefunden hat, tritt im Innern unter der zweiten Palissadenschicht die dritte Zellreihe wiederum als Palissadenschicht auf. In Taf. IV, Fig. 14 setzen sich die Palissaden unter der Epidermis unvermittelt nach rechts als Schicht dünnwandiger Zellen fort. An der mit  $\alpha$  bezeichneten Uebergangsstelle ist durch eine peripherische

---

1) Lohde giebt an (cfr. l. c., p. 68), dass sich die Zellen in tangentialer Richtung zur Oberfläche strecken. Es liegt hier offenbar ein Schreib- oder Druckfehler vor, obschon sich auf S. 71 die falsche Bezeichnung wiederholt,

Wand das oberste Stück einer Mutterzelle abgeschnitten und dünnwandig geblieben, während das untere Stück durch eine Radialwand in zwei Zellen getheilt ist. Auch hier machen an der Uebergangsstelle die beiden mit *c* bezeichneten Zellen der dritten Zellschicht gleichsam den Versuch, sich zu Palissaden zu entwickeln. Dieses Schwanken in der Ausbildung der Zellen zeigt auch die mit *b* bezeichnete Zellschicht. Hier ragen drei benachbarte Zellen, welche wahrscheinlich aus einer Mutterzelle durch Radialtheilung hervorgegangen sind, palissadenartig nach innen, während rechts und links von ihnen die Zellen derselben Schicht dünnwandig geblieben sind und die zweite Zellschicht allein die Palissaden liefert.

Ganz besonders beachtenswerth sind aber diejenigen Fälle, in welchen die bisher völlig übersehene Verzahnung zwischen oberer und unterer Palissadenschicht zur Ausbildung gelangt (Taf. IV, Fig. 15). Es ist nämlich als Regel anzusehen, dass die Zellen der einzelnen Palissadenschichten zwar von ungleicher Länge sind, aber doch derart, dass die Gesamstdicke der Hartschicht auf weite Strecken fast unverändert bleibt. In Fig. 15 läuft die äussere Grenzlinie *aa* der äusseren Palissadenschicht ungefähr parallel mit der inneren Grenzlinie *bb* der inneren Palissadenschicht, während die Trennungslinie *cc* zwischen den beiden Palissadenschichten von links nach rechts aufsteigend sich der Aussencontour der Samenschale soweit nähert, dass die äusseren Palissaden fast ihren Palissadencharakter verlieren. Plötzlich kehrt sich aber das Verhältniss um. Die äussere Palissadenschicht zeigt sehr lang gestreckte Palissaden, die zweite sehr kurze. Dieses ungewöhnliche Verhältniss gleicht sich aber mehr oder minder schnell wieder aus. Die Verzahnungsstellen machen dabei oft den Eindruck, als wenn die untere Palissadenschicht (von links her bei *dd*) die obere durchbrochen hätte und nun (von *dd* aus nach rechts) als äussere Palissadenschicht sich fortsetzt. In anderen Fällen erscheint die eine Palissadenschicht in zwei ihren Palissadencharakter verlierende Schichten eingekeilt.

Alles dies sind aber nur Täuschungen, welche durch die eigenthümliche Verzahnung hervorgerufen werden, die übrigens jeder Regelmässigkeit entbehrt. Die zahnartigen Vorsprünge der äusseren Palissadenschicht folgen bald dicht auf einander, bald erst in grösseren Zwischenräumen. Auch ist die Tiefe der Verzahnung mannigfaltigen Schwankungen unterworfen. Es drängt sich aber gerade durch die

Unregelmässigkeit der Verzahnung der Gedanke auf, dass hier ein mechanisches Moment im Bauprincip zu Tage tritt. Die Verzahnung bewirkt jedenfalls, dass die beiden bzw. die drei übereinander gelagerten Palissadenschichten so erfolgreich mit einander verbunden sind, dass eine Trennung derselben, selbst durch die gewaltsamsten mechanischen Eingriffe, unmöglich wird. Denkt man sich die äussere Palissadenschicht von der unteren abgehoben, so würde die Grenzfläche der letzteren aus unregelmässigen, wabenartigen Vertiefungen bzw. zackig ausspringenden Spitzen und tiefen Thälern bestehen. Mit dieser Oberfläche passt die Innenfläche der äusseren Palissadenschicht wie ein Abdruck zu seiner Matrice zusammen. Die Nothwendigkeit dieser Verzahnung wird verständlich, wenn man das Verhalten der Samen vor und nach der Reife und endlich bei der Keimung berücksichtigt.

In der fast kugelrunden Frucht nimmt der wasserreiche Same kurz vor der Reife, wie schon erwähnt, den Raum eines Sextanten ein. Seine Aussenwand liegt der Fruchtschale prall an. Tritt nun die Samenreife ein, so verliert der Same unter beträchtlicher Schrumpfung seinen Wassergehalt. Er schrumpft wohl auf das halbe Volumen ein und die Samenschale wird namentlich auf den Seitenflächen unregelmässig wellig verbogen. Lässt man die Samen zur Keimung quellen, so nehmen sie wieder ein beträchtliches Volumen an und sind so prall aufgetrieben, dass ihre ursprünglich ebenen Seitenwände sich wie die Aussenfläche stark nach aussen wölben. Die Samenschale erfährt also ausserordentlich weitgehende Formveränderungen.

Das auffallend erhöhte Festigungsbedürfniss gerade der Seitenflächen kommt übrigens auch auf Längsschnitten durch die reifen Samen zum Ausdruck. Auch auf solchen sieht man die Verzahnungen regellos einander folgen. Eine gleichmässigere Entwicklung zeigt die Aussenfläche, in welcher die Verzahnung weniger auffällig hervortritt. Unter ihrer Epidermis findet man öfters drei fast gleich mächtige Palissadenschichten ausgebildet.

Ehe ich nun auf die Festigungsvorgänge eingehe, wie dieselben an der Innenfläche des Samens stattfinden, möchte ich die Ausbildung der dünnwandigen Epidermiszellen einer kurzen Betrachtung unterziehen.

Ich hatte schon oben erwähnt, dass dieselben an der unteren

Spitze der Samenanlage, wo ihnen die Ovarhöhle einen freien Spielraum lässt, zu dünnwandigen, papillösen Haaren auswachsen. Die Papillenbildung vollzieht sich aber bei der fortschreitenden Samenentwicklung fast auf der ganzen Samenoberfläche. Da aber die sich vorwölbenden Epidermiszellen auf der Aussenfläche gegen die Innen-seite der Fruchtwand, auf der einen Seitenfläche gegen die Fruchtscheidewand und auf der anderen Seitenfläche gegen den benachbarten Samen stossen, so tritt eine Deformirung der Papillen ein. Die Papillen stehen nicht senkrecht auf der Samenoberfläche, sondern sie decken sich gegenseitig dachziegelartig. Es ist dabei besonders interessant zu beobachten, dass die Deckung an demselben Samen sehr verschieden sein kann. Ich fand beispielsweise die Papillenbildung in der mittleren Region der Aussenfläche ganz unterdrückt, während die Papillen oberhalb dieser Stelle sich absteigend, die unterhalb aufsteigend deckten. Es kam aber auch der umgekehrte Fall zur Beobachtung, dass sich die Papillen nach dem Scheitel des Samens aufsteigend, nach der unteren Spitze absteigend deckten, endlich Fälle, in welchen sich alle Papillen aufsteigend oder alle sich absteigend deckten. Aehnliche Schwankungen bestehen auch auf den Seitenflächen, woraus man den Schluss ziehen darf, dass die Krümmung der Papillen lediglich auf mechanische Ursachen zurückgeführt werden muss.

Die Festigung der Innenfläche des Samens vollzieht sich mit gewissen Modificationen. Hier behalten zwei bis vier Schichten ihre dünnwandige Beschaffenheit bei. Die Zellen der äussersten Schicht wölben sich mehr oder weniger deutlich hervor, ohne sich jedoch dachziegelig decken zu können. Ihre Aussenwand gleicht vielmehr einem flachen Hügel. Sehr energisch treten aber die Papillen in unmittelbarer Nähe des Funiculus hervor (Taf. V, Fig. 1 u. 3). Die Papillen werden hier zu dünnwandigen, sich dicht an einander schmiegenden Haaren. Die längsten unter ihnen theilen sich durch eine Querwand in eine Basalzelle und eine längere Papille, so dass die dünnwandigen Schichten rings um den späteren Hilus noch mächtiger hervortreten. Die gleiche Erscheinung, insbesondere die gleiche Papillenbildung, findet sich auch oberhalb des eintretenden Raphebündels. Zerreisst dasselbe bei der Reife der Samen, so ist diese Rissstelle durch die allseitig hervorwuchernden Papillen geschützt. Das haarförmige Auswachsen der Papillen ist übrigens hier

wie an der Spitze des Samens dadurch erklärlich, dass der freie und sich durch das Schrumpfen des Obturators noch vergrössernde Raum eine entsprechende Ausdehnung der Zellen gestattet. Möglicher Weise dienen die Papillen den reifen Samen, wenn dieselben kurz vor dem Keimen Wasser aufzunehmen gezwungen sind, als ein absorbirendes und wasserspeicherndes Gewebe.

Ebenso wie sich die oberflächlichen Schichten rings um den Eintritt des Raphebündels und abwärts auf der Innenfläche, über die Mikropyle hinaus, bis nahe zur unteren Spitze des Samens abweichend verhalten, zeigen auch die folgenden Schichten besonderen Bau. Gewöhnlich entwickelt sich auf der Innenfläche, unmittelbar am Raphebündel beginnend, bis zur Mikropyle hin absteigend, und von hier aus sich bis um die untere Spitze des Samens herumziehend, nur eine einzige Palissadenschicht. An diese schliesst sich eine mehr oder minder breite Zone sehr kleinlumiger, stärkearmer, aber plasmareicher Zellen an, welche durch eigenthümliche, collenchymatische Wände ausgezeichnet sind. Erst weiter nach innen folgt wieder das dünnwandige, aus grösseren Zellen bestehende Parenchym mit seinen grossen runden Stärkekörnern. Da nun in der Nähe der Mikropyle und oberhalb derselben der collenchymatische Charakter längs des grösseren Theiles der Innenfläche am deutlichsten hervortritt, so bleibt die untere Spitze des Samens, welche gar nicht durch Collenchym verstärkt ist, die schwächste Stelle der ganzen Samenschale. Auf diese Spitze hin richtet sich nun gerade der Scheitel der Radicula. Dieselbe bricht denn auch bei der Keimung gerade an dieser Stelle hervor, nicht also, wie es als allgemeine Regel gilt, durch die als Samenmund bezeichnete ehemalige Mikropyle, welche ich in ihrer seitlichen Lage auch noch am fast völlig reifen Samen erkennen konnte (Taf. V, Fig. 2).

Im Gegensatz zu der Innenfläche unterhalb des Eintritts des Raphestranges entwickeln sich die Palissadenschichten oberhalb derselben sehr mächtig. Ich fand wiederholt zwei solche Schichten, bisweilen auch drei, von welchen die dritte wahrscheinlich aus der Quertheilung der Mutterzellen der zweiten hervorgegangen war. Unmittelbar neben dem Raphebündel keilen auch hier die Palissadenschichten unter sanfter Krümmung nach aussen hin aus, während der Winkel zwischen Raphebündel und innerster Palissadenschicht durch collenchymatische Zellen erfüllt ist.

Die letzte erwähnenswerthe und zweifellos auch physiologisch bedeutungsvolle Thatsache ist die Eigenthümlichkeit, dass die Parenchymzellen innerhalb des collenchymatischen Gewebes etwa von der Mikropylegegend an bis in die Gegend der im Samen stattfindenden Verzweigung des Raphebündels sich in der Richtung des letzteren längsstrecken und ausserordentlich weite Intercellularen zwischen sich lassen. Sie werden dadurch zu einem Schwammgewebe, welches lebhaft an das Armpalissadengewebe erinnert, wie es bekanntlich vielen Laubblättern eigen ist. Die Zellwände dieses Gewebes sind im Innern des Samens äusserst zart, verstärken sich aber um so beträchtlicher, je näher sie der Samenoberfläche liegen, und führen deshalb allmählich in die Form der collenchymatischen Zellen über. Der Inhalt der Zellen dieses Schwammgewebes besteht aus körnigem Protoplasma mit zahlreichen kleinen Stärkekörnern. Auch hierdurch hebt sich das Gewebe scharf von dem übrigen Stärkeparenchym des Samens bzw. von dem Gewebe des Schleimendosperms ab. In der Nähe der Rapheverzweigung und auch längs des Innenbündels bilden sich häufig durch Zerreißen des dünnwandigen Parenchyms weite Lücken.

Die Querschnittsbilder durch die Innenfläche annähernd reifer Samen zeigen analoge Bilder wie die in der Medianrichtung des Samens geführten Schnitte (Taf. V, Fig. 3). Besondere Beachtung verdienen hier die mit *a* bezeichneten Uebergangsstellen zwischen der Innen- und Aussenfläche des Samens. Es sind dies die wiederholt erwähnten Rissstellen der Gewebebrücken, durch welche die Kantenbildung an der Grenze der Innenfläche veranlasst wurde. Die dünnwandigen Zellen *b*, welche der Innenfläche ihren Abschluss geben, lassen sich auch hier deutlich erkennen. Die nach innen folgenden Palissaden *c* sind weniger regelmässig ausgebildet. So weit aber die der Aussenfläche angehörige Epidermis reicht, sieht man dieselbe zu langen, schwach gekrümmten Papillen *d* ausgewachsen, von welchen sich die basalen Theile durch Querwandbildung und weitergehende Theilungen gesondert haben. Die unmittelbare Grenze der Innenfläche markirt sich aber dadurch am deutlichsten, dass die Palissadenschicht *c* hier eine Unterbrechung erleidet und nur äusserst zartwandiges Gewebe eingeschaltet ist. Von dieser Stelle aus sieht man, wie sich unterhalb der Papillenschicht die ursprünglich zweite Zellschicht der Samenanlage all-

mählich in die normal entwickelte Palissadenschicht *f* umgestaltet. Die durch diesen Uebergang zwischen *a* und *f* bedingte Abnahme der Festigkeit wird nun dadurch compensirt, dass die dritte Zellschicht *e* zu einer schwachen Palissadenschicht entwickelt wird, welche offenbar eine vermittelnde Rolle spielt.

Es erübrigt nunmehr nur noch auf die Betrachtung parallel zur Oberfläche geführter Schnitte einzugehen. Dieselben lassen erkennen, dass die Basis der papillös auswachsenden Zellen durch ein Polygon mit geraden Seitenwänden gebildet wird. An den Seitenwänden liegen intensiv dunkelbraun bis sepiafarbige Pigmentkörper, welche vielleicht aus der Umwandlung von Chlorophyllkörnern oder diesen entsprechenden Chromatophoren hervorgegangen sind. Folgen unter der Epidermis unmittelbar die Palissadenschichten, so erscheinen dieselben im optischen Querschnitte als aus lückenlos aneinanderschliessenden, unregelmässig sechseckigen bzw. polygonalen Zellen gebildet. Ihre Lumina sind in halbreifen Samen noch unverhältnissmässig weit. Dagegen ist nach erfolgter Samenreife das Lumen sehr eng, oft nur noch punkt- oder strichförmig. Eine Communication durch Porenkanäle in der Form, wie sie Lohde für *Convolvulus elongatus* Willd. beschreibt, konnte ich nicht auffinden, auch nicht, wenn ich die zuerst von Pringsheim eingeführte Maceration mit concentrirter Salpetersäure anwandte<sup>1)</sup> und die isolirten Palissadenzellen daraufhin prüfte. Eine Andeutung von Kanälen kann nur darin erblickt werden, dass vom mittleren Lumen kurze Spalten nach den Ecken, seltener nach den Seitenwandungen hinstrahlen. Deutliche, bis an die Mittellamelle reichende Porenkanäle, wie sie Lohde zeichnet, konnte ich niemals beobachten.

Schaltet sich zwischen die Epidermiszellen (deren Grundfläche übrigens viele Palissadenzellen überdeckt) und der äusseren Palissaden-

---

1) Cfr. hierzu Pringsheim, De forma et incremento stratorum crassiorum in plantarum cellula observationes quaedam novae. Dissert. Halae 1848. Cap. X.

Pringsheim wandte die Maceration zur Untersuchung der Palissadenzellen in der Testa von *Pisum sativum* L. an.

Wie mir Herr Dr. Carl Müller freundlichst mittheilte, ist diese Methode der Maceration als der Vorläufer der später allgemein üblich gewordenen Schulzeschen Maceration (Salpetersäure und chlorsaures Kali) anzusehen. Ich habe mich bei meinen Untersuchungen vorzugsweise des Pringsheim'schen Verfahrens bedient, da ich mit demselben vielfach bessere Resultate erlangte.



reihe noch eine dünnwandige Schicht, wie ich es oben beschrieben habe, ein, so sieht man, dass die Zellen derselben aus der nachträglichen Theilung von polygonalen, den Epidermiszellen an Grösse ungefähr gleichkommenden Mutterzellen hervorgegangen sind. Innerhalb jeder einzelnen dieser Mutterzellen verlaufen die senkrecht zur Oberfläche des Samens gestellten Theilungswände annähernd parallel und sind auffällig wellig hin- und hergebogen (Taf. V, Fig. 4). In benachbarten Zellen sind die Theilungswände häufig parallel gerichtet, doch finden sich auch Zellen, deren Wände eine von den Parallelwänden der Nachbarzellen abweichende Stellung einnehmen. Im Grossen und Ganzen verlaufen die Parallelwände senkrecht zur Längsachse des Samens. Es kommen jedoch (wie aus der obigen Angabe hervorgeht) auch hier mannigfaltige Abweichungen vor. Ferner ergeben sich noch Unregelmässigkeiten dadurch, dass die aus der Paralleltheilung hervorgehenden, sehr schmal rechteckigen Zellen hin und wieder von quer gerichteten Wänden durchkreuzt werden. Wie sich die Samen der übrigen Convolvulaceen zu *Ipomoea* verhalten, vermag ich noch nicht zu beurtheilen. Es müsste daraufhin die Lohde'sche Arbeit noch einmal nachuntersucht werden, um zu entscheiden, ob die für *Ipomoea* festgestellten Abweichungen in dieser Familie allgemeiner vorkommen.

*Ipomoea sibirica* Jacq.

Nach Abschluss meiner Untersuchungen über *Ipomoea purpurea* L. erhielt ich durch die gütige Vermittelung des Herrn Dr. Pax Gelegenheit, reife Samen von *Ipomoea sibirica* zur Vergleichung heranziehen zu können. Es war mir dies um so erwünschter, als in der vorhandenen Litteratur über Samenschalen dieser Art verschiedene, zum Theil einander widersprechende Angaben vorliegen. Strandmark<sup>1)</sup> bezeichnet die Oberhautzellen als theilweise flaschenförmig papillös und erklärt, dass unterhalb derselben, wie bei *Convolvulus* zwei oder drei Schichten Palissaden entwickelt wären.

---

1) Loc. cit., p. 32 heisst es:

„..... talrika enskilda öfverhudsceller, som uppstigande från smal bas höja sig öfver omgifningen med flasklikt vidgade ändar samt sålunda orsaka de små glänsande fläckar. hvarmed det mogna fröets yta är öfversålladt.“

Lohde<sup>1)</sup> giebt gleichfalls die papillöse Ausbildung einzelner Oberhautzellen als durchgreifenden Unterschied an und theilt darnach die Familie der Convolvulaceen in zwei Gruppen. Die erste wird durch die Gattung *Convolvulus* gebildet. Die grosse Mehrzahl ihrer Arten zeigt auf der Oberhaut Höcker und Unebenheiten, welche durch ein Emporheben gewisser Zellgruppen hervorgerufen werden. In der zweiten Gruppe wachsen die Oberhautzellen alle oder theilweise zu Papillen oder Haaren aus und verleihen dadurch das einzelnen Samen eigenthümliche seidenglänzende Aussehen. Hierhin gehören *Ipomoea*, *Quamoclit* u. a.

Im Widerspruch zu diesen Angaben steht die Schilderung von Holfert<sup>2)</sup>:

1. Epidermis von Palissadenzellen,
2. Palissadenschicht mit Lichtlinie,
3. Obliterirte Nährschicht. Im halbreifen Zustande strotzt die Nährschicht von Stärkekörnern, deren Grösse bis 21  $\mu$  beträgt.

Holfert erwähnt also die Papillen gar nicht und rechnet ausserdem die Epidermis den Palissaden zu. Ich konnte mich aber an meinem Material überzeugen, dass bei *Ipomoea sibirica* wesentlich derselbe Bau wie bei *Ipomoea purpurea* vorliegt. Ich fand auf Quer- und Längsschnitten dünnwandige Epidermiszellen, welche nur schwach gewölbte papillöse Aussenwände zeigen. Alle diese Zellen sind mit sepiabrauner Farbstoffmasse angefüllt. Zerstreut zwischen ihnen liegen sehr grosse, inhaltsarme Oberhautzellen, welche aus dem mittleren Theile ihrer Aussenwand eine mächtige blasige Papille hervorgetrieben haben (Taf. V, Fig. 5). Wenn diese Papillen von Strandmark als flaschenförmig bezeichnet werden, so ist dies so zu deuten, dass dieselben mit ihrem halsförmig verengten Theile der Epidermis aufsitzen. Die Wand der Papille ist relativ stark. Ihr Inhalt besteht aus einem gelbbraunen Wandbeleg, welcher zweifellos denselben Farbstoff führt, wie er den nicht papillösen Zellen eigen ist.

Sehr eigenartig erscheint das Oberflächenbild, welches nur von Strandmark beobachtet zu sein scheint. Es sind nämlich die

1) Cfr. loc. cit., p. 71 u. 72.

2) Cfr. Flora 1890, p. 308.

nicht papillösen, in der Uebersahl vorhandenen Epidermiszellen polygonal, und die Gruppen derselben sind durch grosse, helle polygonale Flecke unterbrochen. Jeder dieser Flecke entspricht der Basis einer Papillenzelle, in deren Aussenwand der Papilleneingang wie ein kreisrundes Loch erscheint. Eine Palissadenbildung aus der Epidermis, wie Holfert angiebt, vermochte ich nicht aufzufinden. Dagegen zeigt die unter der Epidermis liegende Zellschicht ähnliche Variationen, wie ich sie für *Ipomoea purpurea* beschrieben habe. In der Mehrzahl der Fälle sind die Zellen dieser Schicht tangential abgeplattet und zeigen auf der Flächenansicht polygonalen Umriß. Gewöhnlich tritt in ihnen auch die Bildung zahlreicher, unter einander fast paralleler, welliger Theilungswände senkrecht zur Oberfläche des Samens ein. Schneidet man senkrecht zu diesen, so erscheinen die Zellen der zweiten Schicht mehr oder weniger palissadenartig. Die dritte Zellschicht fand ich durchweg aus dickwandigen Palissaden bestehend, die wie bei *Ipomoea purpurea* L. hin und wieder durch eine Querwand in eine äussere und innere Zelle getheilt sind. Ich konnte hier auch das Vorhandensein einer breiten Lichtlinie constatiren, wie dieselbe von Lohde für *Convolvulus* und *Quamoclit* beobachtet und eingehend beschrieben wurde.

Die Ursache des Auftretens von Lichtlinien sieht Russow<sup>1)</sup> in einer Verschiedenheit der Molecularzusammensetzung der Zellmembran, einer Ansicht, welcher auch Lohde<sup>2)</sup> beitrifft, während Sempolowski<sup>3)</sup> das Zustandekommen der Lichtlinien noch auf eine chemische Modification der Zellwände zurückführt. Beide Ansichten haben ihre Berechtigung. Es sprechen dafür das chemische und physikalische Verhalten, wie auch R. von Wettstein in seinen Beobachtungen über den Bau und die Keimung des Samens von *Nelumbo nucifera* Gärt.<sup>4)</sup> bestätigt. Junowicz<sup>5)</sup> machte das Auf-

1) Russow. „Vergleichende Untersuchungen, betreffend die Histologie etc. der Leitbündel-Kryptogamen.“ (Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série, t. XIX, No. 1, St. Pétersbourg 1873.)

2) Cfr. loc. cit., p. 69.

3) Sempolowski. — Ueber den Bau der Schale landwirthschaftlich wichtiger Samen. (Landwirthsch. Jahrbücher von Nathusius und Thiel, Berlin 1874, p. 831.)

4) Cfr. Verhandl. d. k. k. zoologisch.-botanischen Gesellschaft in Wien 1888, Bd. XXXVIII, p. 41—48.

5) Junowicz. — „Die Lichtlinie in den Prismenzellen der Samenschalen.“ (Sitzungsber. d. k. k. Akademie d. Wissensch., Vol. LXXVI, 1. Abth., Wien 1878.)

treten der Lichtlinie in den Prismenzellen der Samenschalen zum Gegenstande einer besonderen Arbeit. Den ersten Hinweis auf die erwähnte optische Erscheinung finden wir bei Malpighi<sup>1)</sup>. — Mattiolo<sup>2)</sup> spricht aus diesem Grunde kurzweg von „Malpighischen Zellen“, sobald er Palissaden mit einer Lichtlinie bezeichnen will. Der Ausdruck „Malpighi'sche Zellen“ war bereits im Jahre 1855 von Targioni Tozzetti<sup>3)</sup> in die Wissenschaft eingeführt worden, ist aber seither, wie es scheint, bei uns unbeachtet geblieben.

## B. Samen, welche aus Anlagen mit zwei Integumenten hervorgehen.

### I. Onagraceae.

#### *Oenothera biennis* L.

Die Samenanlagen von *Oenothera biennis* L. sind bekanntlich eines der vorzüglichsten Demonstrations-Objecte für anatrophe, mit doppeltem Integumente ausgestattete Samenanlagen<sup>4)</sup>. Dieselben sind den centralen Placenten der vierfächerigen unterständigen Fruchtknoten so zahlreich und dicht gedrängt eingefügt, dass sie in jedem Fruchtfache zwei neben einander liegende Längsreihen er-

1) Malpighi. — *Anatome plantarum*. Londini 1675, pars altera 1679, Londini.

2) Mattiolo. — „La linea lucida nelle cellule Malpighiane degli integumenti seminali.“ (Memoria della R. Accademia delle Scienze, Serie 11, t. XXXVII, Torino 1885.)

— Sullo sviluppo e sulla natura dei tegumenti seminali nel genere *Tilia*, Lin. (Nuovo Giornale Botan. Ital., vol. XVII, p. 289, Firenze 1885 [mit 2 Taf.])

— e Buscalioni. — Sulla funzione della linea lucida nelle cellule Malpighiane. (Atti R. Acc. delle Scienze di Torino, Vol. XXV, 1890.)

— — Ricerche anatomo-fisiologiche sui tegumenti seminali delle Papilionacee. Torino 1892.

(Am Schlusse dieser letzteren Arbeit findet sich eine interessante chronologische Zusammenstellung derjenigen Autoren, welche sich bisher mit der Anatomie von Samendecken beschäftigt haben.)

3) Targioni-Tozzetti. — Saggio di studi intorno al guscio dei semi. (Memoria della R. Accad. delle Scienze di Torino, Serie seconda, t. XV. 1855.)

4) Cfr. Kny, Botan. Wandtafeln. Taf. XIX und Text, p. 53.

füllen. Sie krümmen sich in letzteren in der Querschnittsebene des Fruchtknotens nach derjenigen Seite, nach welcher die nächstliegende Scheidewand des Fruchtknotens zu suchen ist, so dass die Mikropyle im Innenwinkel zwischen Scheidewand und Placenta liegt. Im Gegensatz zu der epi- und apotropen Krümmung muss man sie als pleurotrop<sup>1)</sup> bezeichnen.

Der Querschnitt durch den Fruchtknoten liefert mithin mediane Längsschnitte der Samenanlagen. Jede derselben sitzt einem kurzen, auf der Mikropyle- und auf der Dorsalseite sich durch eine Einschnürung charakterisirenden Funicularhöcker auf. Diesem setzt sich naturgemäss ohne Unterbrechung das Raphegewebe der Anlage an, welches von einem einfachen Raphebündel fast geradlinig durchzogen wird. An dem den Scheitel der Samenanlage bildenden Chalazatheile biegt das Raphebündel unter starker Krümmung nach aussen und kurz darauf nach abwärts (der Mikropyle zu) um. Es endet hier in einem kleinzelligen, sehr plasmareichen Gewebecomplex, welcher schon frühzeitig eine eigenthümliche, meist bräunliche Färbung zeigt<sup>2)</sup>.

Der die Hauptmasse der Samenanlage ausmachende Nucellus ist dadurch ausgezeichnet, dass der Embryosack nahe seiner Basis (also in unmittelbarer Nähe des erwähnten Gewebecomplexes der Chalaza) liegt, während sein Mikropyleende weit von der Mikropyle entfernt bleibt. Die Samenanlage zeichnet sich infolge dessen durch die grosse Kernwarze aus, in welcher während der Entwicklungsperiode eine mehr oder weniger deutliche Kurvenanordnung der jugendlichen Zellen hervortritt. Durch die vornehmlich periklinen Theilungen erscheinen die Zellen der oberflächlichen Schichten des Nucellus mehr oder weniger plattgedrückt. Noch mehr tritt dieser Charakter hervor in den beiden das innere Integument bildenden Zellschichten (Taf. V, Fig. 6 u. 7).

Auf den Medianschnitten der Samenanlage erscheinen diese Zellen äusserst schmal und langgestreckt. An der Stelle, wo das

1) Cfr. hierzu die Fussnote auf S. 85.

2) Die eigenartige Beschaffenheit dieses Gewebecomplexes ist nach Angabe von Meyen schon Gärtner und Treviranus aufgefallen (cfr. F. Meyen, Neues System der Pflanzen-Physiologie, Bd. 3, Berlin 1839, p. 261).

Die älteren Autoren bezeichneten diese Gewebeparthie als die eigentliche Chalaza.

innere Integument das Endostom bildet, tritt jedoch eine Vermehrung auf drei, streckenweise bisweilen auch auf vier Schichten ein. Die den Endostomkanal umgebenden Zellen zeichnen sich durch ihre bedeutende Grösse bei relativ starker Verkürzung aus, so dass das Endostom von dem mehr oder weniger wulstigen Rande des inneren Integumentes gebildet wird.

Das äussere Integument ist auf der von der Raphe abgewandten Seite und auf den Seitenflächen<sup>1)</sup> der Anlage dreischichtig. Seine Aussenepidermis besteht aus relativ kleinen, in der Oberflächenansicht polygonalen Zellen, an welche sich die ungefähr ebenso grossen Zellen der zweiten und dritten Schicht anschliessen. Da die Zellen dieser drei Integumentschichten im Grossen und Ganzen auf den Längsschnitten bezüglich ihrer antiklinen Wände mit einander alterniren, die Aussen- und Innencontour des Integumentes gleichzeitig als parallel schwach gekrümmte Linien verlaufen, so erscheinen die Zellen der beiden Epidermen auf den Schnitten zum grösseren Theil als Fünfecke, die Zellen der Mittelschicht sechseckig<sup>2)</sup>.

Ausserordentlich massig ist nun auch das die Exostombildung übernehmende Randgewebe des äusseren Integumentes entwickelt. Auch hier tritt wieder die Weitlumigkeit und die Streckung der den Endostomkanal umgebenden Zellen auffällig hervor. Untersucht man eben befruchtete oder der Samenreife entgegengehende Samenanlagen, so sieht man die Zellen der Aussenepidermis des äusseren Integumentes ihre oberflächlichen Wände ziemlich beträchtlich unter gleichzeitiger, schwach papillöser Vorwölbung verdicken, während die Zellen der Mittelschicht sich mehr oder weniger unter gleichzeitiger Bildung von Intercellularen abrunden und tangential Theilungen eingehen. Durch diese Theilungen wird das äussere Integument fast durchweg vierschichtig, stellenweise durch weitere Theilung der peripherisch gelegenen Zellen der ursprünglichen Mittelschicht sogar fünfschichtig<sup>3)</sup>. Die der Innenepidermis auf-

1) Dieselben sind auf Transversalschnitten durch die Samenanlage zu studiren.

2) Auf diese Erscheinung machte bereits Röber aufmerksam (cfr. loc. cit., p. 11 und Taf. II, Fig. 37).

3) Das gleiche Verhalten der Mittelschicht des äusseren Integuments giebt Brandza für die Samen von *Oenothera mollissima* L. an (cfr. loc. cit., p. 121 und 122).

liegenden Zellen der Mittelschicht vergrössern dabei gewöhnlich ihr Volumen, zum Theil unter radialer Streckung. Durch diese Zunahme der Dicke des äusseren Integumentes werden die ohnehin schon eng gestellten Samenanlagen in den Raumverhältnissen noch mehr beschränkt. Sie platten sich daher gegenseitig mehr oder weniger deutlich vierkantig ab, und da an den Kanten die Dickenzunahme des Integumentes am wenigsten behindert ist, so nimmt die Mittelschicht hier durch vermehrte Theilungen ihrer Elemente noch weiter zu. Hierbei können dann auch einzelne Zellen derselben voluminös anschwellen. Ihnen gegenüber bleiben die Zellen der Innenepidermis, obwohl auch sie an Grösse zunehmen, beträchtlich zurück. Sie fallen aber schon frühzeitig durch einen eigenartigen Plasmagehalt und körnige Ausscheidungen auf.

Die Zellen der beiden Schichten des inneren Integumentes erfahren zahlreiche Theilungen parallel zu ihren Längswänden und werden dadurch zu schmalen prismatischen Elementen, welche sich aber entsprechend ihrer Entstehungsweise nicht senkrecht gegen die Samenoberfläche nach Art gewöhnlicher Palissaden stellen können.

Am wenigsten ist das Wachsthum der Samenanlagen an dem Chalazaende gehemmt. Hier wachsen dementsprechend die zwischen der Epidermis und dem Raphebündel gelegenen Parenchymzellen zu einem vielschichtigen Gewebekörper heran, in welchem die einzelnen Zellen beträchtliche Grösse erlangen und im Grossen und Ganzen sich senkrecht zur Samenoberfläche strecken. Aehnlich verhalten sich auch die Zellen des äusseren Integumentes am Mikropyleende des Samens. Durch diese Wachsthumerscheinungen nimmt der Same die erwähnte mehr oder weniger scharfkantig prismatische, meist vierseitige Gestalt an. Dieser Gestaltung entspricht aber nicht die Form des inneren Integumentes, welches vielmehr nach wie vor die Gestalt des ursprünglich von ihm umschlossenen ellipsoidischen Nucellus beibehält. Der letztere selbst aber verschwindet unter Resorption und Obliteration seiner Zellen bis auf die Zellwandreste, welche an der Innenseite des inneren Integumentes zu einer farblosen, feinen Haut zusammengedrückt werden. Diese lässt nur in seltenen Fällen, namentlich aber nahe dem Endostom, ihre Entstehung aus Zellen erkennen. An Stelle des resorbierten Nucellus findet man im reifen Samen ausschliesslich die Gewebe des geraden Keimlings, dessen fleischige, mit Reservestoffen erfüllte Kotyledonen

flach aufeinander liegen und die Hauptmasse des Samens bilden (Taf. V, Fig. 8).

Beim Ausreifen der Samen vollziehen sich in der Samenschale mehrfache Veränderungen. Die Aussenepidermis des äusseren Integumentes nimmt eine braungelbliche Färbung an; die gewölbten Aussenwände sind beträchtlich verdickt und zeigen sich fein gekörnelt. In den Zellen der Mittelschicht häufen sich rothbraune Inhaltsmassen an, welche wahrscheinlich zum grösseren Theile gerbstoffartiger Natur sind. Mit concentrirter Salzsäure behandelt, nehmen diese Massen eine rothe Färbung an, welche an die bekannte Phloroglucin-Reaction verholzter Membranen erinnert<sup>1)</sup>.

Da, wo die Samen sich gegenseitig plattdrücken, werden die Zellen der Mittelschicht gewöhnlich so verzerrt und zerdrückt, dass man sie nur als einen compacten, rothbraunen Streifen unter der Epidermis hinziehen sieht. Wo aber der Druck weniger stark ist, verdicken die Zellen der Mittelschicht ihre Wände beträchtlich und nehmen den Charakter von weiltumigen Sklerenchymzellen an. Die dünnwandigen Zellen bleiben zwischen sklerenchymatischen meist unversehrt erhalten und füllen sich wie die letzteren im reifen Samen mit Luft (Taf. V, Fig. 8).

Die auffälligste Ausgestaltung erfahren die Zellen der Innenepidermis des äusseren Integumentes, also der ursprünglich dritten Zellschicht desselben. Sie verdicken ihre dem inneren Integument anliegenden Wände ausserordentlich stark<sup>2)</sup>. Während diese Verdickung Platz greift, füllt sich das Lumen mit Kalkoxalatkrystallen — und zwar mit Einzelkrystallen — verschiedenster Grösse an. Diese werden von den Verdickungsschichten bedeckt und liegen dann schliesslich völlig in der mächtig entwickelten Wand eingebettet. Ihre

1) Ueber die Beziehungen des Phloroglucins zur Vanillinsäure sowie zur Gallus- und Phloroglucingerbsäure und den damit in Zusammenhang stehenden Farbstoffen verweise ich auf die Mittheilungen von Th. Waage.

a) Vorkommen und Rolle des Phloroglucins in der Pflanze. (Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd. VIII, Hft. 8, 1890, p. 250 und Naturwissensch. Wochenschrift, Bd. VI. No. 5, 1891.

b) Die Beziehungen der Gerbstoffe zur Pflanzenchemie. (Pharmaceut. Centralhalle 1891, No. 18.)

2) In Bezug auf die Samenaussenfläche müsste man die verdickten Zellwände als die inneren Wände der ursprünglich dritten Zellschicht bezeichnen; morphologisch sind es die Aussenwände der Innenepidermis.



Krystallnatur tritt am schärfsten bei der Beobachtung mit gekreuzten Nicols hervor. Im tiefdunklen Gesichtsfelde leuchtet hierbei die in Rede stehende Zellschicht wie ein Gesteinsgefüge auf, während alle anderen Gewebmassen ausgelöscht sind. Als „leuchtende Linie“ tritt auch die aus der Obliteration des Nucellus entstandene Zellhautmasse hervor. Löst man den oxalsauren Kalk mit Salzsäure, so bleiben die Matrizen der Einzelkrystalle als Löcher in der Wandmasse zurück und erwecken den Eindruck, als seien die dicken Wände von Porenkanälen durchzogen<sup>1)</sup>. Behandelt man die Schnitte mit Phloroglucin und Salzsäure, so nehmen die Wandverdickungen eine prächtige violettrothe Färbung an. Sie dürfen also als stark verholzt bezeichnet werden. Ich bemerke übrigens, dass sie vor jeglicher Behandlung mitsammt ihren Krystallen im Gegensatz zu allen übrigen Zellen der Samenschale rein weiss erscheinen. Auch die Zellen des inneren Integumentes erfahren nach ihrer Prismentheilung beträchtliche Wandverdickung, welche in der äusseren der beiden Schichten bis fast zum Verschwinden des Lumens führt. Mit der Verdickung bräunen sich die Wände, namentlich der Aussenepidermis, beträchtlich, zeigen aber bei der Phloroglucin-Reaction keine Verholzung. Endlich mag noch Erwähnung finden, dass hin und wieder an den Stellen, wo die Mittelschichten nicht zerdrückt worden sind, einzelne Zellen der Innenepidermis zapfenartig sich zwischen die letzteren einschieben. Auch dieses Verhalten tritt sehr auffällig im Polarisations-Mikroskop hervor.

Die Litteratur über die Entwicklung der Samenschale von *Oenothera biennis* beschränkt sich auf die schon oben citirte Mittheilung von Röber, welche trotz ihrer Kürze die wesentlichen Punkte richtig zur Darstellung bringt. Die Ausbildung der Mittelschicht findet bei Röber keinerlei Erwähnung. Die irrige Auffassung von der Ausbildung von Kanälen in der „dritten Zellschicht“ habe ich schon oben berichtet. Ihre Verholzung ist von Röber nicht beobachtet worden.

Eine weitere Mittheilung über den Bau der reifen Samenschale giebt Harz<sup>2)</sup>. Er geht nicht auf die Entwicklungsgeschichte ein,

---

1) Diese unrichtige Ansicht hat Röber (loc. cit., p. 11) in der That ausgesprochen.

2) Cfr. l. c., p. 870—878.

sondern charakterisirt nur die einander folgenden Zellschichten. Bezüglich der dritten Schicht, der „Krystallzellschicht“, wird von ihm behauptet, dass ihre Zellen „dicht erfüllt sind mit Krystallen von oxalsaurem Kalk, welche hier in der Form schönster Krystalle des tesseralen Systems vorhanden sind“ und zwar sollen Octaëder, Rhombendodekaëder, Trapezoëder, Tetraëder und Trapezoiddodekaëder vertreten sein. Es ist mir nicht begreiflich, wie Harz diese Krystallformen bei der ausserordentlichen Kleinheit der Objecte zu erkennen vermochte. Zweifellos wird aber die Angabe hinfällig, da bekanntlich der oxalsaurer Kalk gar nicht im tesseralen System krystallisirt, sondern nur in den Formen des quadratischen und monoklinen Systems je nach seinem Krystallwassergehalt auftritt<sup>1)</sup>.

Endlich giebt auch Holfert<sup>2)</sup> eine kurze Charakteristik der einzelnen Schichten der Samenschale, ohne jedoch auf ihren histogenetischen Zusammenhang einzugehen.

## II. Sapindaceae.

### *Aesculus Hippocastanum* L.

Die vielgestaltige Familie der Sapindaceen lässt bei der grossen Mehrzahl ihrer Arten eine Schrägzygomorphie nach dem vierten Kelchblatte hin beobachten (cfr. Eichler's Blüthendiagramme). Denkt man sich nun durch die Mitte des vierten Kelchblattes und das Centrum der Blüthe eine Symmetrieebene gelegt, so nehmen die in der Dreizahl vorhandenen Fruchtblätter in dem Diagramm eine derartige Stellung ein, dass das eine als unpaares in die Symmetrale nach vorn fällt, während die beiden paarigen nahezu in die Richtung des ersten und zweiten Kelchblattes zu stehen kommen.

Bei *Aesculus Hippocastanum* L. zeigt der dreifächerige Fruchtknoten nach meinen Beobachtungen die Eigenthümlichkeit, dass die Fächerung nur in der unteren Hälfte bis oberhalb der

---

1) Auch Kny hat in seinen zahlreichen Versuchen über die Bedingungen, unter denen das Auftreten der verschiedenen Krystallformen erfolgen kann, niemals die Bildung tesseraler Krystalle beobachtet. (Cfr. L. Kny, Ueber Krystallbildung beim Kalkoxalat. Ber. d. deutsch. botan. Ges., Bd. 5, Berlin 1887, p. 387—395).

2) Cfr. l. c., p. 294.

nachstehend besprochenen Insertion der Samenanlagen vollständig durchgeführt ist. Im oberen Theile treten die Scheidewände zwar dicht bis an das Centrum heran, doch verwachsen ihre unter Winkeln von  $120^{\circ}$  zu einander geneigten, ihre innere Kante bildenden Flächen nicht (Taf. VI, Fig. 2).

Von besonderem Interesse ist die Untersuchung der Insertion sowie der Krümmung der Samenanlage. Ueber beide Verhältnisse liegen bisher nur unvollkommene und zum Theil völlig falsche Angaben vor.

Die Art der Placentation lässt sich mit Leichtigkeit aus der Betrachtung der Fruchtknotenquerschnitte feststellen. Ein durch den unteren Theil (etwa im unteren Drittel) eines Fruchtknotens von *Aesculus* geführter Querschnitt giebt ein Bild, wie es durch Fig. 1 auf Taf. VI veranschaulicht wird. Man sieht in jedes der drei Fruchtfächer eine Samenanlage hineinragen, deren Insertionsstelle etwa in der Mitte der Scheidewand, oft den grösseren Theil derselben einnehmend, beobachtet werden kann. In den drei Fächern sind die Insertionen der einzelnen Anlagen verschieden und zwar in Abhängigkeit von der Rechts- oder Linkswendigkeit der zur Untersuchung gelangenden Blüthe. Ich mache an dieser Stelle auf die bekannte Anordnung der Blüthen von *Aesculus* in Rispen aufmerksam, deren Partialinflorescenzen einfache Wickeln sind. Letztere sind aber bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dass je zwei aufeinander folgende Blüthen antidrom sind, d. h. einer rechtswendigen folgt jedesmal eine linkswendige. Der in Fig. 1 gezeichnete Querschnitt ist so orientirt, dass das unpaare Fach nach oben gewandt ist. Die dasselbe links begrenzende Scheidewand trägt auf jeder Seite eine Samenanlage. Diese beiden Anlagen liegen symmetrisch zu ihrer gemeinsamen Scheidewand. Der vorhergehende tiefer geführte Querschnitt zeigte die beiden Mikropylen der Scheidewand zugekehrt. Die in der Symmetrieebene des Fruchtknotens liegende Scheidewand trägt nur auf ihrer rechten Seite eine Samenanlage, welche mit der Samenanlage des linken der paarigen Fruchtfächer gleichsinnig orientirt ist. Ein durch die Mitte des Fruchtknotens geführter Querschnitt lässt sechs fast völlig gleichgestaltete Placentarwülste erkennen, deren jeder fast die ganze Breite einer Scheidewand überdeckt. Je höher die Querschnitte geführt werden, desto deutlicher tritt die oben erwähnte Trennung der Septen im Centrum hervor.

Zugleich sieht man auch an der Insertion der drei oberen Samenanlagen, dass dieselben den unteren spiegelbildlich gleichen. Zwei derselben sind symmetrisch der das unpaare Fach nach rechts begrenzenden Scheidewand angeheftet und wenden dieser ihre Mikropyle zu. Die Anlage des links unteren Fruchtfaches ist der linken Seite der medianen Scheidewand angeheftet und ist mit der Samenanlage des rechten paarigen Faches gleich orientirt.

Auf allen Querschnitten markirt sich der Innenwinkel der Fruchtfächer als eine tiefe, die Scheidewände gegeneinander abgrenzende Furche, welche oberwärts zu der völligen Trennung der Scheidewände führt. Es muss also ausdrücklich betont werden, dass die Samenanlagen von *Aesculus* den Scheidewandmitten, nicht dem „Innenwinkel“, eingefügt sind und zwar trägt die eine Scheidewand je eines Fruchtfaches die untere Samenanlage, die andere Scheidewand die obere.

Durch zahlreiche Beobachtungen habe ich mich überzeugen können, dass von den beiden Samenanlagen jedes Faches die untere schräg abwärts, die obere schräg aufwärts steigt. Will man sich diese Thatsache vergegenwärtigen, so muss man einen transversalen Längsschnitt durch die mittlere Region eines Fruchtknotenfaches ausführen. Die beiden Anlagen in demselben werden dann stets fast genau median getroffen. Fig. 4 auf Taf. VI zeigt einen derartigen transversalen Längsschnitt, und zwar wurde derselbe durch das linke der paarigen Fächer eines Fruchtknotens von gleicher Art geführt, wie derjenige war, dessen Querschnitte ich oben besprochen habe. Der Längsschnitt durch das rechte paarige Fach ist ihm völlig gleich, während der durch das unpaare Fach ihm spiegelbildlich gleicht.

Der Längsschnitt zeigt nun zunächst wieder die seitliche Placentation sowie die schräg gegeneinander (nicht horizontal übereinander) gerichteten Samenanlagen. Diese Stellung finde ich richtig bei Eichler in der Anmerkung auf p. 349 seiner Blüthendiagramme erwähnt, in welcher er, ohne auf die Insertionsverhältnisse einzugehen, die Samenanlagen von *Aesculus* als schräg superponirt bezeichnet. Aus der Untersuchung der Längsschnittsbilder geht aber zugleich hervor, dass die Samenanlagen in jedem Fruchtfache verschieden gekrümmt sind. Die untere ist hängend (schief absteigend) apotrop, die obere schief aufsteigend epitrop.

Auffälliger Weise findet man nun bei Bentham und Hooker (cfr. *Genera plantar.*, Bd. I, p. 398) in der Diagnose für *Aesculus* folgende Angabe:

„Ovula in loculis gemina, angulo centrali superposita, horizontalia vel inferiore ascendente micropyle infera, superiore pendulo, micropyle supera.“

Wesentlich dieselbe Beschreibung liefert Baillon (cfr. *Histoire des plantes*, t. V). Im französischen Texte heisst es auf Seite 386 von den beiden Samenanlagen:

„L'un d'eux, attaché plus bas, est ascendant, avec le micropyle inférieur et extérieur; l'autre est descendant, à micropyle tourné en haut et en dedans.“

Diesen Angaben entspricht die lateinische Diagnose auf S. 424. Dass es sich nicht um horizontale Anlagen handeln kann, habe ich schon oben gezeigt. Wenn aber auf *Aesculus Hippocastanum* L. der Fall bezogen werden soll, dass das untere auf-, das obere absteigt, so finde ich in Wirklichkeit geradezu das Gegenteil. Die Bentham-Hooker'sche und die Baillon'sche Diagnose würden übrigens mit Nothwendigkeit voraussetzen, dass die untere Samenanlage mit ihrem Funiculus den Funiculus der oberen Anlage kreuzt. Es müssten also die beiden Anlagen geradezu in entgegengesetzter Richtung aneinander vorbeiwachsen. Ferner widerspricht die Baillon'sche Angabe auch dem von diesem Autor gegebenen Bilde. Seine irrige Anschauung betreffs des Auf- und Absteigens der Samenanlagen erklärt nun auch die unrichtige Angabe, dass die Mikropyle der unteren Anlage nach unten gewandt sei. Auch Eichler ist in den Bentham-Hooker'schen Fehler verfallen, wenn er für alle Sapindaceen apotrope Samenanlagen angiebt, für welche also im Falle des Aufsteigens die Raphe nach innen und die Mikropyle nach unten liegt. Ich brauche bezüglich des Gegensatzes wiederum nur auf die Fig. 4 zu verweisen.

Die merkwürdige Erscheinung, dass die obere Samenanlage in jedem Fache epitrop, die untere apotrop entwickelt ist, bewirkt nun, im Verein mit der auffälligen campylotropen Krümmung, welche den beiden Anlagen in gleicher Weise eigen ist, dass die beiden Nucellen auf dem Längsschnitte nach der Art eines *s* sich aneinanderschliessen (Taf. VI, Fig. 4). — Die sehr breite Nabelstelle und der Umriss des kurzen, unsymmetrischen Funiculus sind

aus meinen Figuren leicht ersichtlich. Der dicke, aus der Mitte der Scheidewand fast rechtwinklich von einem dieselbe durchsetzenden Leitbündel sich abzweigende Raphestrang tritt in der Mitte der Nabelstelle aus dem Funiculus in den Chalazathail der Samenanlage über und verzweigt sich unmittelbar unter der verbreiterten Basis des Nucellus, ohne jedoch weit in das Gewebe des äusseren Integumentes einzudringen.

Hat man sich nun die Insertion der Samenanlagen, ihre epi- bzw. apotrope Krümmung und ihre Vertheilung in den drei Fruchtsäckern einmal klar gelegt, dann kann es nicht mehr schwer fallen, die höchst merkwürdigen und anfänglich ganz verwirrenden Bilder zu verstehen, welche sich aus Fruchtknotenquerschnitten ergeben. Trifft beispielsweise der Querschnitt die obere in Fig. 3 der Taf. VI wiedergegebene Anlage in der Richtung des Pfeiles *a*, so ergibt er das in Fig. 2a gezeichnete Bild. Einer der folgenden Querschnitte wird der Pfeilrichtung *b* entsprechen, er liefert dann das Bild 2b, in welchem der basale Theil des Nucellus links, die schief angeschnittene Mikropyle rechts sichtbar wird. Der in der Pfeilrichtung *c* geführte Querschnitt liefert das Bild 2c, in welchem der Querschnitt des Nucellus und des ihn ringförmig umgebenden inneren Integumentes ganz excentrisch liegt, während die grössere Gewebeparthie links dem Chalaza-, Funicular- und event. Placentargewebe entspricht. Die weiteren Querschnitte würden gar kein Nucellargewebe enthalten. Geht dann die Schnittserie in die untere Samenanlage über, so erscheinen in umgekehrter Folge den in Fig. 2a, b, c gezeichneten Bildern analoge, und zwar spiegelbildlich gleiche Ansichten.

Der anatomische Bau der Samenanlagen ist ein verhältnissmässig einfacher. — Die Epidermis des äusseren Integumentes wird von einer zarten Cuticula überdeckt. Ihre Zellen erscheinen auf Längs- und Querschnitten rechteckig und heben sich dadurch deutlich von den fünf bis sechs folgenden Zellschichten als rundliche Intercellularen zwischen sich lassende Parenchymzellen ab. Die Zellen der etwas weniger deutlichen inneren Epidermis zeigen wiederum eine mehr quadratische Form. — Das innere Integument fand ich meist vierschichtig. Seine Epidermiszellen sind, parallel der Umrisslinie des Nucellus, gewöhnlich langgestreckt. Abweichenden Bau zeigen beide Integumente in der Mikropyleregion. Das

innere Integument überragt nämlich das äussere und überwölbt den von letzterem gebildeten Exostomrand. Hier vermehrt sich nun die Schichtenzahl auf sechs bis sieben, und die Epidermiszellen der beiden Integumente erfahren eine grössere Streckung senkrecht zur Oberfläche der Samenanlage.

Im Gegensatz hierzu ist das massig entwickelte Parenchymgewebe am Nabel und auf der Rapheseite, bis zur Chalaza hin, äusserst kleinzellig und sehr plasmareich. Das gleiche gilt von dem Gewebe des stark gekrümmten Nucellus, welcher sich an der Chalaza kolbenförmig erweitert.

Von den sechs Samenanlagen jedes Fruchtknotens bildet sich bekanntlich meist nur eine (seltener zwei oder gar drei) zum reifen Samen heran. Die obliterirenden Anlagen kennzeichnen sich auf Längsschnitten frühzeitig durch das Zusammenschrumpfen ihres Nucellus. Die Schrumpfung betrifft den Mikropyletheil des Nucellus, welcher zugleich tiefbraune Färbung annimmt. Auch an einzelnen Stellen der Integumente treten derartige Färbungen, rostfarbigen Flecken ähnelnd, auf<sup>1)</sup>.

Ist die Samenanlage durch die Befruchtung zur Weiterentwicklung befähigt worden, so sieht man vom Mikropyleende aus den anfänglich langgestreckten Embryosack chalazawärts vordringen. Bald findet eine vollständige Resorption des ganzen Nucellus statt; auch die Embryosackwand selbst fällt dem Auflösungsprocesse anheim. In jungen, etwa erbsen- bis haselnussgrossen Samen findet man nur noch eine grosse mit Flüssigkeit erfüllte Höhle, welche in ihrer Form dem ursprünglichen Nucellus entspricht. Nur muss man sich die Krümmung desselben noch stark vermehrt und die kolbenförmige basale Parthie um das zehn- und zwanzigfache vergrössert denken (Taf. VI, Fig. 5—7). Es geht hieraus hervor, dass der Haupt-

---

1) Nach den Angaben von Th. Waage (cfr. „Ueber haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen“, Dissert., Erlangen 1891; Ber. d. deutsch. bot. Ges., Jahrg. 1891, Bd. IX, Heft 6) speichert die Samenschale von *Aesculus* in reichem Maasse gerbstoffartige Körper, Phloroglucin und Phlobaphene, auf. Nach Fontanelle enthalten die reifen Samen 2% Gerbstoffe. Unzweifelhaft ist nun die beobachtete Färbung auf Oxydationsprocesse zurückzuführen, welche durch den in Folge des Schrumpfens bedingten Zutritt und die Einwirkung der Luft hervorgerufen werden.

zuwachs bei der Samenbildung der Chalazaparthie zufällt. Die Gestalt der Höhle steht in engster Correlation zur Ausbildung des Embryos, dessen Kotyledonen in dem kolbenförmigen Raume der Embryonalhöhle zur Entwicklung kommen, während die Radicula den engen, kanalartigen Theil nach der Mikropyle hin ausfüllt. Ist nun der Same ausgereift, so ist der Keimling so gekrümmt, wie der der notorrhizen Cruciferen. Es bleibt aber das Gewebe zwischen der Radicula und dem ihr zunächst liegenden Kotlede erhalten. Es ist dies gerade diejenige Region der Samenanlage, an welcher die ideale Naht zwischen dem äusseren Integument und dem Funiculus gesucht werden müsste. Schneidet man einen solchen parallel zur Nabelfläche quer durch, so sieht man dementsprechend die Radicula in einer Tasche, welche ganz und gar der Samenschale angehört. In Bezug auf die Cotyledonen und den dieselben umgebenden Theil der lederartigen Samenschale erscheint die Tasche für das Würzelchen seitlich und ist an jedem reifen Samen sofort erkennbar, da sie sich in Folge einer Abgrenzung durch zwei seitliche, seichte Furchen schon äusserlich deutlich abhebt. Die eigenartige Taschenbildung in der Samenschale ist meines Wissens bisher noch nicht entwicklungsgeschichtlich aufgeklärt worden.

Was nun den Ausbau der Samenschale betrifft, so ist zu bemerken, dass die Zellen der Epidermis des äusseren Integumentes unter anfänglich gleichmässiger Verdickung aller ihrer Wände eine schwach palissadenförmige Gestalt annehmen, doch tritt vielfach eine unregelmässige Zerrung der Radialwände ein. Bei der definitiven Ausgestaltung treten aber ausserordentlich merkwürdige Zellwandverdickungen, einer tertiären Membranverdickung entsprechend, auf. In den einfachsten Fällen sieht man halbkugelige oder rundlich zapfenartige Gebilde in das Lumen hineinragen, welche sich in anderen Fällen zu unregelmässig gewundenen Leisten und balkenartigen Protuberanzen vereinigen (Taf. VI, Fig. 8). In manchen Fällen erhält man den Eindruck, als ob die Verdickungen soliden Mycelsträngen ihren Ursprung verdankten. In zahlreichen Zellen erblickt man sie aber auch als zarte, netzförmige Leisten, welche in der Durchschnittsansicht der Wand ein zackiges Aussehen verleihen. Endlich finden sich Zellen, in welchen die Leisten mit ihren zarten Protuberanzen ein so dichtes Flechtwerk bilden, dass die ganze Innenwand porös oder corrodirt erscheint. Einen ähnlichen Fall



habe ich auch bei *Ricinus* beobachtet<sup>1)</sup> und, wie es scheint, haben derartige Verdickungsformen bei der Ausbildung von Samenschalen eine weite Verbreitung, wie dies auch besonders aus den neuesten Publicationen von A. Meunier (cfr. loc. cit.) hervorgeht. Bei *Aesculus* gehören die Verdickungen vornehmlich den Seiten- und Innenwänden der Epidermiszellen an.

Die folgenden Parenchymschichten haben sich während der Samenentwicklung ausserordentlich vermehrt, so dass ihre Zahl, wie schon Holfert (loc. cit. p. 300) angiebt, bis auf achtzig Zellschichten steigen kann. Unterhalb der Epidermis sind die Zellen dieser Schichten in tangentialer Richtung mehr oder weniger gestreckt, auch lassen sie enge, gewöhnlich dreiseitige Intercellularräume zwischen sich. Die Wände aller dieser Zellen entsprechen bezüglich ihrer Dicke der starken Ausbildung der Oberhautzellen. Sie communiciren unter einander durch zahlreiche Porenkanäle, welche nach dem Lumen der Zelle hin sich mehr oder weniger deutlich erweitern. Die Grenzlinie des Lumens erscheint dadurch in der Mehrzahl der Zellen gekerbt oder wellenförmig gebuchtet. An den Stellen, an welchen die dreieckigen Intercellularräume entwickelt sind, erscheinen die Zellecken wegen der Tüpfelung ähnlich wie die Mehrzahl typischer Collenchymzellen. Je weiter man sich aber von der Epidermis entfernt, um so grösser werden die Inter-cellularen. Der überwiegende Theil der Innenschichten besteht aus parallel zur Samenoberfläche verzweigten Zellen, so dass auf den Schnitten die Verzweigungen ähnlich wie die Mycelfäden im Marktheile vieler Flechten aussehen. Die innersten Schichten, welche dem Embryo unmittelbar anliegen, unterscheiden sich häufig durch die hellere Färbung. Eine scharfe Grenze, die etwa auf die Anlagerung des inneren Integumentes an das äussere schliessen liesse, ist mit Ausnahme der Mikropyle nirgends zu constatiren. Nur an letzterer lassen sich noch einige Reste des ehemaligen inneren Integumentes mit Sicherheit erkennen. Streckenweise wird die innere Grenze der Samenschale von formlosen bräunlichen Massen gebildet, welche gleichfalls als Reste der resorbirten und beim Wachsthum des Keimlings zerdrückten Massen des Nucellargewebes wie des inneren Integumentes zu betrachten sind.

---

1) Cfr. Berichte der Pharmaceut. Gesellsch., Bd. II, Berlin 1892, p. 12 u. 13.

Oberflächenschnitte, von der reifen Samenschale entnommen, zeigen die Epidermiszellen als polygonale Elemente, welche nach keiner Richtung hin eine bevorzugte Streckung erfahren (Taf. VI, Fig. 9). Die Mittellamellen heben sich durchweg an dünnen Schnitten deutlich hervor. Die schon oben erwähnte netzartige oder fein gekörnelte Ausbildung der das Lumen auskleidenden Innenlamelle zeigt sich auch hier wieder in sehr auffälliger Weise. Diese eigenthümliche Structur kommt aber nicht allen Oberhautzellen zu. Man sieht vielmehr allerwärts zwischen gekörnelten Zellen wieder einzelne Gruppen mit nahezu glatter Contour ihres Lumens auftreten. Die Oberhautzellen sind also in ausgesprochener Weise polymorph. Die Vertheilung ihrer Formen lässt keine Regelmässigkeit erkennen.

Parallel zur Oberfläche durch die folgenden Schichten geführte Schnitte entsprechen den Querschnittsbildern. In den tieferen Schichten (Taf. VI, Fig. 10) erscheinen die armförmigen Fortsätze wie Balken, welche die Intercellularen nach allen Richtungen durchsetzen, und erinnert das Bild lebhaft an die bekannten Darstellungen der Caulerpazellen, obwohl hier ganz andere Verhältnisse vorliegen.

### III. Tropaeolaceae.

#### *Tropaeolum majus* L.

Die Untersuchung der Samen von *Tropaeolum* setzt eine genaue Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen, von der Periode vor der Befruchtung beginnend, voraus, weil die Entwicklung des Embryos und seiner weiterhin zu erwähnenden Anhängsel sich wesentlich anders wie bei der grossen Mehrzahl der Mono- und Dikotyledonen vollzieht. *Tropaeolum* wurde deshalb auch wiederholt der Gegenstand eingehender Untersuchungen, deren Resultate aber in der neueren Litteratur, von 1863 an, auffälliger Weise gar nicht mehr Berücksichtigung gefunden haben. Ich will deshalb nicht unterlassen, die ältere Litteratur soweit heranzuziehen, wie dies zum Verständniss meiner weiteren Darstellung wünschenswerth ist.

Zunächst weise ich auf den eigenartigen Bau des aus drei, nach  $\frac{1}{3}$  orientirten Fruchtblättern, gebildeten Gynaeceums hin,

welches sich bekanntlich frühzeitig apocarp ausgestaltet, indem die Ovarfächer fast kugelig anschwellen, um sich schliesslich von der in den einfachen Griffel auslaufenden Mittelsäule loszulösen. Wie bekannt, hängt in jedes Fruchtfach eine epitrop-anatrope Samenanlage vom oberen Innenwinkel herab, deren Entwicklung zuerst von Schleiden<sup>1)</sup> im Jahre 1839 verfolgt worden ist. Wie dieser Forscher angiebt, zeigt die jugendliche Anlage zwei deutliche Integumente, von welchen das innere das Exostom so erweitert und durchwächst, dass es wie ein breiter Pfropf die unter ihm gelegene Kernwarze bezw. den grossen Embryosack überdeckt. Der Mikropylekanal durchzieht diesen pfropfähnlichen Endostomrand des inneren Integumentes excentrisch. Er liegt dem Funicularrande bedeutend näher als der Aussenfläche der Anlage (Taf. VII, Fig. 1).

Sehr frühzeitig tritt nun eine derartige Erweiterung des Embryosackes ein, dass derselbe die median nach vorn fallende (dem Aussenrande der Samenanlage genäherte) Parthie des inneren Integumentes völlig resorbirt. Der Embryosack liegt hier also auf eine weite Strecke hin (von Fig. 1a—b) dem äusseren Integument unmittelbar an, während auf der gegenüberliegenden Seite das innere Integument mit dem Raphetheile der Samenanlage zu einer dicken Gewebemasse vereinigt ist, in welche sich das aus dem vertical aufsteigenden Bündel der Fruchtknotenmittelsäule abzweigende Raphebündel unter energischer Krümmung hineinzieht. Ich will schon hier bemerken, dass das parenchymatische Gewebe dieses Theiles der Samenanlage mit Stärke erfüllt ist. In der Nähe des Embryosackes vermindert sich der Stärkereichthum bis zum völligen Schwinden. Die Zellen des vom inneren Integument gebildeten Endostoms erscheinen völlig inhaltsleer. Der untere Theil des Embryosackes dringt schon frühzeitig in das Gewebe des basalen Theiles der Samenanlage ein. — Da sich keine Grenze zwischen dem äusseren Integument und einem Nucellargewebe auf der ganzen Strecke von b bis zum unteren Scheitel c der Samenanlage in meiner Figur beobachten lässt, so muss der gesammte die grössere Masse der Anlage bildende Gewebetheil als eine Chalazawucherung gedeutet

---

1) Cfr. loc. cit., p. 54—56 und Taf. VIII, Fig. 120—125.

werden<sup>1)</sup>, analog wie diejenige, welche ich bei *Ricinus* beobachtet und beschrieben habe<sup>2)</sup>). Auch hier tritt aber eine Sonderung der Gewebe, vornehmlich in Folge des verschiedenen Inhalts ihrer Zellen, augenfällig hervor. Während nämlich die Zellen des oberen Abschnittes der Samenanlage sich unter mehr oder minder beträchtlicher Längsstreckung ihres ursprünglichen Stärke- und Plasma gehaltes entledigen, bilden die Zellen der unteren grösseren Hälfte derselben ein durch Plasmareichthum ausgezeichnetes kleinzelliges Meristemgewebe, welches von der plasmaärmeren Epidermis aus fast quadratischen Zellen gleichmässig überzogen wird. Die Meristemschichten verlaufen namentlich in der Nähe des unteren Theiles der Anlage parallel mit ihrem Umrisse und keilen sich dann nach oben hin allmählich so aus, wie es die Fig. 1 auf Taf. VII darstellt.

Ein Herausdrängen des Endostomtheiles des inneren Integumentes über das Niveau des Exostoms, wie es Schleiden zeichnet (cfr. loc. cit. Fig. 120), kommt in Wirklichkeit nicht vor. Bilder, welche darauf hindeuten, sind nur durch das Anschneiden bei der Präparation der Objecte entstanden<sup>3)</sup>.

Ehe nun die Entwicklung des Embryos stattfindet, ist der Embryosack weit in dem Basaltheile der Samenanlage vorgedrungen. In den von mir beobachteten Fällen konnte ich wiederholt unmittelbar unter dem Mikropylekanal die grosse kugelige Oosphäre und die beiden kleineren Synergiden mit ihren Kernen deutlich erkennen.

---

1) Auf die Thatsache, dass die Chalaza besonders massig entwickelt ist, haben schon Hofmeister<sup>1)</sup>, Schacht<sup>2)</sup> und Hegelmaier<sup>3)</sup> hingewiesen, ohne sich jedoch näher darüber auszulassen, ob sie nur den unterhalb des Embryosackes befindlichen Gewebecomplex oder die ganze Masse der Samenanlage, so weit man nicht die Grenze der Integumente nachweisen kann, verstanden sehen wollen.

1) W. Hofmeister, Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen, Leipzig 1849, p. 53.

2) H. Schacht, Ueber die Entstehung des Keimes von *Tropaeolum majus*. Botan. Ztg., Berlin 1855, Sp. 642.

3) F. Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime, Stuttgart 1878, p. 156.

2) Berichte der Pharmaceutisch. Gesellsch., Bd. II, Berlin 1892, p. 10 u. 11.

3) Offenbar will Hegelmaier dieselbe Thatsache zum Ausdruck bringen, wenn er (loc. cit., p. 156) sagt:

„die Mündung des inneren Integumentes liegt frei, da die des äusseren sich in gleichem Niveau mit ihr befindet.“

Schon vor Schleiden hat Brongniart (loc. cit. pag. 233) die Samenanlage von *Tropaeolum* untersucht. Seine Angabe, dass die Kernwarze (mamelon de l'amande) die Oeffnung der Integumente verschliesst, wurde bereits durch den erstgenannten Autor widerlegt, ohne dass dieser jedoch auf die Brongniart'sche Arbeit Bezug nimmt. Dagegen macht Dickson<sup>1)</sup> im Jahre 1863 auf jene Mittheilung aufmerksam. Er ist der Meinung, dass Brongniart durch einen Schiefschnitt zu der vorerwähnten irrigen Ansicht geführt wurde und dass er den geschwollenen Rand des inneren Integumentes für den „apex“ des Nucellus gehalten habe. Ich kann mich dieser Ansicht nur vollständig anschliessen.

Obwohl nun durch Schleiden bereits das Verschwinden des inneren Integumentes bis auf den Mikropyletheil richtig erkannt war, so wird doch, wenige Jahre später, wieder von Giraud<sup>2)</sup> berichtet, dass die Samenanlage von *Tropaeolum* mit nur einem Integumente ausgestattet sei („the nucleus has only one tegumentary membrane [primine?]<sup>3)</sup>“). Die von ihm gegebene Abbildung ist infolge dessen, in Bezug auf die Abgrenzung der Integumente, gleichfalls incorrect. Giraud's Ausführungen werden von Wilson<sup>3)</sup> widerlegt. Letzterer Forscher erklärt aber weiterhin, dass man den Nucellus, obwohl seine Abgrenzung vom inneren Integumente schwer zu bestimmen sei, als einen „flask-shaped body“ bezeichnen müsse.

Diese Ansicht Wilson's vermag ich nicht zu theilen, da die flaschenförmige Abgrenzung, wie aus meiner obigen Darstellung hervorgeht, lediglich in der durch die Verschiedenheit der Inhaltsmassen bedingten Gewebesonderung des Chalazatheiles begründet ist. Eine Grenze zwischen Nucellus und Integument ist hier garnicht vorhanden und denkbar. — Wilson verfällt also in denselben Fehler wie Schleiden, und beiden folgte später Schacht<sup>4)</sup>, welcher für

1) Alex. Dickson, Observations on the Embryogenie of *Tropaeolum majus*. (Read before the Botanical Society of Edinburgh, Dec. 11, 1862; New series, vol. XVII, No. 2 — April 1863, p. 251 ff.

2) Herb. Giraud, Contributions to Vegetable Embryologie, from Observations on the Origin and Development of the Embryo in *Tropaeolum majus*. (Transactions of the Linnean Society, vol. XIX, p. 162, London 1845.)

3) W. Wilson, On the Embryo of *Tropaeolum majus*. Hooker's London Journal of Botany, vol. II, London 1843, p. 623 ff.

4) H. Schacht, Entwicklungsgeschichte des Pflanzen-Embryon, Amsterdam 1850, p. 149.

*Tropaeolum* angiebt, dass zur Blüthezeit der Embryosack die Kernwarze schon gänzlich resorbirt habe; „der Knospenmund wird durch zwei Integumente gebildet, während der untere Theil des Nucellus, ganz wie es Schleiden beschrieben, nur von einer einfachen Knospenhülle bedeckt wird.“

In der weiteren über *Tropaeolum* vorliegenden Litteratur konnte ich Angaben über die Abgrenzung der Integumente und des Nucellus nicht auffinden.

Ein höchst merkwürdiges Verhalten zeigt der im Embryosack zur Entwicklung kommende Keimling. Derselbe entsteht, wie es besonders durch die angeführten Arbeiten von Wilson und Dickson richtig erkannt worden ist, in der Weise aus der befruchteten Eizelle, dass dieselbe durch Quer- und spätere Längstheilungen zu einem fadenförmigen Suspensor auswächst, dessen untere Kuppe, innerhalb der aus dem Embryosack gebildeten Embryonalhöhle, die Gestalt der Embryonalkugel erscheinen lässt. Aus derselben entwickeln sich dann in den späteren Zuständen die beiden dickfleischigen, mit ihren Mittelrippen in die Mediane der Samenanlage fallenden Kotyledonen und ein äusserst verkürztes Keimwurzeln, in dessen Nähe sich die Suspensorzellen papillös hervorwölben (cfr. Taf. VII, Fig. 4).

In Folge der mit der Ausbildung des Keimlings stetig fortschreitenden Resorption der den unteren Theil der Samenanlage bildenden Gewebmassen der Chalaza findet eine mächtige Erweiterung der embryonalen Höhle statt. Während nun in dieser Höhle, wie wir gesehen haben, die Ausbildung des Suspendors und des von ihm getragenen Embryo vor sich geht, entwickelt die aus der ersten Quertheilung der befruchteten Oosphäre entstandene basale Zelle des Suspendors gleichzeitig zwei seitliche Anhängsel, deren Erklärung zu wiederholten Malen Gegenstand der Controverse gewesen ist.

Bereits Adolphe Brongniart erkannte, dass die Basis des Suspendors stark anschwillt und einen an der Aussenseite des Lumens herablaufenden, wurzelartigen Fortsatz treibt, welchen er aber für eine eigenartige Ausgestaltung der Keimwarze hielt<sup>1)</sup>.

1) Das von Brongniart (loc. cit. pl. 44, Fig. 2) gegebene Bild, auf welches dieser Autor mehrfach hinweist, konnte ich trotz vieler Bemühungen nicht ver-  
Jahrb. f. wiss. Botanik. XXV. 9

Genauer war die Darstellung Schleiden's (cfr. loc. cit. pag. 55), welcher die Zusammengehörigkeit des in der Eihöhle liegenden Suspensorastes mit dem nach seinem Austreten aus der Samenanlage sich zwischen der letzteren, sowie der inneren Pericarpwandung fortsetzenden Schenkel nachwies. Diese Thatsache wird dadurch nicht geändert, dass Schleiden, wie bekannt, von der gänzlich falschen Ansicht beherrscht wurde, der Embryo aller Blütenpflanzen gehe aus der Anschwellung der in den Embryosack eindringenden Pollenschlauchspitze hervor. Schleiden glaubte, dass die Pollenschlauchspitze durch Zelltheilungen zunächst eine Art Knöllchen erzeuge und dass aus diesem die Entwicklung der beiden Suspensoräste resultire.

Fast gleichzeitig mit Schleiden hat Meyen (loc. cit. p. 331 ff.) die Embryoentwicklung von *Tropaeolum* verfolgt. Er bestätigte die Brongniart'schen Angaben insofern, als er den um die äussere Seite des Samens herumlaufenden „Faden, der seinen Ursprung aus dem Exostomium oder der Mikropyle des Samens nimmt“ und ausserdem einen kürzeren, ebenfalls vom Exostomium ausgehenden, auf der inneren Seite des Samens herablaufenden Faden beobachtete. Mitunter will Meyen auch noch einen dritten, aber noch kürzeren Faden ebendasselbst gesehen haben. Den Zusammenhang aller Anhängsel mit dem wirklichen Träger des Embryo hat Meyen wie Schleiden richtig erkannt<sup>1)</sup>.

Giraud (loc. cit. p. 161 ff.) vervollkommnete die Meyen'schen Untersuchungen nach der entwicklungsgeschichtlichen Seite. Er huldigt (cfr. p. 163) der damals noch nicht geklärten, von Meyen vertretenen Vesiculartheorie, welche, wie es der Wahrheit entspricht, die Entwicklung des Embryo aus einem „Keimbläschen“, d. h. der Eizelle, ableitet. Giraud sah den engen Mikropylekanal bis an die Spitze des Nucellus und an den Embryosack heranreichen<sup>2)</sup>.

gleichen. Die Série I, t. XII der Ann. scienc. nat. vom Jahre 1827 war in den mir zugänglichen Berliner Bibliotheken nicht vorhanden. Ich fand nur ein einziges Exemplar in der königl. Bibliothek und in diesem fehlten leider die zugehörigen Tafeln.

1) Es ist von Interesse zu erfahren, dass Meyen in sämtlichen Zellen der Suspensoräste dieselbe Rotationsströmung beobachtete wie in den Zellen der *Vallisneria*.

2) Dass Giraud den Mikropylekanal im Exostom verlaufen lässt, entspricht seiner irrthümlichen Vorstellung über das Vorhandensein von nur einem Integumente.

Er beschreibt die Eizelle und den aus ihr hervorgehenden mit der Embryonalkugel endenden Suspensor, an dessen Basis ein „process of cellular tissue“ hervorsprosst. Ferner hält er es im Interesse des besseren Verständnisses für erwünscht (loc. cit. p. 166), den Suspensorast, welcher den Embryo trägt und ernährt, in Homologie mit dem Nabelstrange thierischer Embryonen als Funiculus zu bezeichnen und den Funiculus der Samenanlage in Podosperm umzutaufen. Leider ist diesem Vorschlage nicht Folge gegeben worden.

Den frei nach aussen tretenden Suspensoranhang deutet Giraud als ein Organ für die Ueberführung von Nährstoffen in den Embryosack und vergleicht seine äusserste Spitze mit der Spongiola der Wurzeln.

Die vorzüglichste Darstellung des Sachverhaltes lieferte aber W. Wilson in der schon citirten Arbeit. Er wies zuerst nach, dass das frei nach aussen tretende Anhängsel nicht, wie Schleiden angab, durch die Mikropyle nach aussen gelangt, sondern in Folge der Resorption der Integumente, unmittelbar unterhalb der Mikropyle frei wird<sup>1)</sup>. Ausserdem fand aber Wilson, dass ein zweites Anhängsel durch den „Hals“ der Samenanlage hindurch in den Funiculus hineinwächst und, dem Verlaufe des sich spaltenden Rapheebündels folgend, senkrecht nach unten die Mittelsäule des Gynaeceums, bis zum Blüthenboden hin, durchzieht. Ich kann diese Angaben durch meine Untersuchungen in allen Punkten vollauf bestätigen.

Schacht, welcher, der Schleiden'schen Pollenschlauchtheorie anhängend, im Jahre 1850 in seiner „Entwicklungsgeschichte des Pflanzen-Embryon“ die Keimentwicklung von *Tropaeolum majus* von Neuem verfolgte und auf Tafel 23 abbildete, ging in seinen Deutungen vollständig fehl. Doch corrigirte er sich nach Kenntnissnahme der Wilson'schen Angaben und auf Grund neuer Untersuchungen durch die Arbeit „Ueber die Entstehung des Keimes von *Tropaeolum majus*“<sup>2)</sup>, in welcher er sehr vorzügliche Abbildungen lieferte.

1) Loc. cit., p. 625 heisst es:

„it perforates the coats of the ovule immediately below the micropyle.“

2) Botan. Ztg. 1855, Sp. 641—652, Tafel 9. — Die Arbeit erschien auch französisch in den Ann. scienc. nat., 4. série, t. 4, p. 47—58 av. pl. III et IV.



Bald nach Schacht veröffentlichte Chatin ein „Mémoire sur la famille des Tropéolees“<sup>1)</sup>. Im Text weist er darauf hin, dass ausser Brongniart der frei nach aussen tretende Suspensorfortsatz von Herbert Girandoell<sup>2)</sup> und C. Richard „Anatomie du fruit“<sup>3)</sup> beobachtet sei. Chatin selbst hat die Embryoentwicklung von *Tropaeolum* nicht verfolgt und weiss auch den ihm bekannt gewordenen Darstellungen über den Bau der Samenanlage nichts Erwähnenswerthes aus seinen Beobachtungen hinzuzufügen. Er giebt aber (cfr. pl. 21, Fig. 2) das Bild eines medianen Längsschnittes durch eines der Fruchtfächer, wodurch auch die Gestalt der median geschnittenen Anlage veranschaulicht werden soll. Bei aller Zierlichkeit der Ausführung ist aber diese Wiedergabe absolut falsch. Der den Embryo tragende Suspensorast (er ist sammt dem Embryo incorrect gezeichnet) steht mit dem freien Anhängsel in gar keinem Zusammenhang. Der Placentarfortsatz ist Chatin nicht bekannt gewesen und dementsprechend auch nicht gezeichnet. Endlich zeigt die Samenanlage keine Mikropyle, und ebensowenig die durch Stricturen gekennzeichnete Parthie der Embryonalhöhle.

Die Richtigkeit der Wilson'schen Angabe fand im Jahre 1858 auch noch bei Hofmeister (loc. cit. p. 93) eine erneute Bestätigung, womit man die morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Frage der Embryobildung von *Tropaeolum* nunmehr als erledigt betrachten darf.

Die physiologische Seite wurde zuerst von Dickson in Erwägung gezogen. Er bezeichnete (loc. cit. p. 251 ff.) das frei nach aussen tretende Anhängsel als „extraseminal root“ und den in die Placenta hineinwachsenden Gewebekörper als „placental root“. Beide sind nach Dickson seitliche Auswüchse des knolligen Suspensortheiles und dienen der Nahrungsaufnahme für den Embryo. Sie fungiren also nur während der Ausbildungsperiode des Samens, nicht aber während der Keimungsvorgänge, zu welcher Zeit beide Anhängsel vertrocknet sind. Auch diese letztere Beobachtung, welche

1) Annal. scienc. nat., 4. série, t. 5, p. 283 ff.

2) Eine Mittheilung von einem Autor dieses Namens konnte ich nirgends ausfindig machen. Es ist zweifellos Giraud gemeint, dessen Name durch einen Druckfehler entstellt vorliegt, umsomehr als auch auf p. 303 von Chatin ausser Brongniart Herbert Giraud citirt wird.

3) Diese Arbeit konnte ich leider nicht vergleichen.

übrigens schon von Schacht (Botan. Ztg. 1855, p. 647) verzeichnet wurde, kann ich bestätigen.

Weiterhin verfolgte Hegelmaier (loc. cit. p. 161—163) die Frage nach der Entwicklung und der Function der Suspensorfortsätze. Die Arbeiten von Brongniart, Wilson und Giraud waren ihm (cfr. loc. cit. p. 156 Anm. 1) nicht zur Hand. Dickson's Mittheilung ist Hegelmaier entgangen. Er ist der Meinung, dass die physiologische Bedeutung des dorsalen Fortsatzes als eines Organes zur Resorption von Nahrungsstoffen nicht in Betracht kommen kann. Für den Placentarfortsatz hält er die Resorption der im umliegenden Gewebe gespeicherten Stärke für wahrscheinlich. Wenn Hegelmaier schliesslich meint, dass den Anhängseln eine mechanische Leistung zufällt, indem sie dazu dienen „den an einem dünnen langen Stiel in der weiten Keimsackhöhle freihängenden Keimanfang in dieser Lage zu fixiren“, so möchte ich dem nicht beistimmen, weil der den Embryo tragende Suspensorast sich frühzeitig unterhalb der Mikropyle festkeilt.

Baillon legt in seiner „Histoire des plantes“ (t. 5 p. 16 Anm. 1) den beiden Appendices des Suspensors die Bezeichnung „diverticulum“ bei. Wo dieser Ausdruck zum ersten Mal in Vorschlag gebracht wird (ob hier?) konnte ich nicht eruiren.

Bis zum Jahre 1879 war die eigenartige Verzweigung des Suspensors von *Tropaeolum majus* eine einzig dastehende Anomalie. In diesem Jahre gab M. Treub seine schätzenswerthen „Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées“ heraus. In dieser Arbeit zeigt er, dass bei der Familie der Orchideen mehrfach ein Auswachsen der Zellen des Suspensors vorkommt, dass mithin die Suspensoren in einigen Fällen, nach Art von Haustorien, welche sich in haarartige Fäden auflösen, zu Absorptionsorganen entwickeln.

In allen den vorerwähnten Untersuchungen hat die Entwicklung der Samenschale von *Tropaeolum* keine Berücksichtigung gefunden. Die ersten Mittheilungen über deren Bau giebt Strandmark in seiner bereits citirten Dissertation. Derselbe berichtet, dass die Zellen der Samenschale alle von gleichem Aussehen sind. Sie schliessen dicht aneinander, sind sehr resistent gegen Reagentien und ziemlich regelmässig in Reihen geordnet. Ihre Aehnlichkeit mit Korkzellen, deren parallelepipedische Form sie auch besitzen, sei

mithin eine unverkennbare. Durch den bräunlichen Inhaltsstoff der äussersten Zellreihen werde die Farbe des Samens bedingt.

Etwas ausführlicher sind die einzelnen Schichten von Holfert (loc. cit., p. 299) unterschieden worden. Nach ihm besteht die reife Samenschale aus:

1. Epidermis unregelmässiger Zellen.
2. Nährschicht collabirten Gewebes mit farblosen Wandungen.
3. 3—4 Reihen unregelmässiger, mässig verdickter, theilweise mit röthlich-braunem Schleiminhalt erfüllter Parenchymzellen.
4. Nährschicht, oblitterirt, in engem Zusammenhang mit dem starkwandigen, getüpfelten, eiweiss- und stärkeerfüllten Parenchym stehend.

Im halbreifen Zustande finden sich grosse Stärkekörner, von 2,7 bis 12  $\mu$  Durchmesser im äusseren, oblitterirenden, zu dieser Zeit aber noch turgescenten Gewebe. Das innere Gewebe ist oblitterirt, das mittlere, nicht oblitterirende, noch dünnwandig, mit körniger Substanz erfüllt, die sich mit Jod bräunt. In sehr frühem Zustande ist die innerste Schicht mit feinkörniger Stärke (höchstens 2,5  $\mu$  gross) erfüllt. Dieses Stadium liegt um ein Geringes nach dem Befruchtungsvorgange. —

Wie sich diese einzelnen Schichten aus der Samenanlage entwickeln, ob sich das äussere Integument daran theiligt, ob sich die Samenschale, soweit sie vom Diverticulum bedeckt ist, abweichend verhält, alle diese Fragen sind bisher noch nicht erörtert worden.

Will man sich von der Ausgestaltung der Samenanlage zum reifen Samen ein klares Bild verschaffen, so muss man an der ersteren zwei vertical übereinander liegende Regionen unterscheiden. Die erste Hälfte, die obere, reicht von der Insertion der Anlage bis zu derjenigen Parthie, in welcher das lange Zeit meristematisch bleibende Gewebe beginnt; die untere Hälfte wird von letzterem Gewebe gebildet und später von dem Embryo bzw. dessen Kotyledonen und der braunen Samenschale eingenommen. Im jugendlichen Zustande sind beide Abschnitte der Anlage ungefähr von gleicher Ausdehnung. Während aber die obere Hälfte unter völliger Entleerung ihrer längsgestreckten Zellen jegliches Wachsthum einstellt, vergrössert sich die untere beständig, bis sie im nahezu reifen Samen

das Vierfache ihrer Länge erreicht hat. Auf den Rauminhalt bezogen, würde also die untere Hälfte der Samenanlage etwa die vier- undsechszigfache Grösse der oberen erlangen. Im völlig reifen Samen verschrumpft dann dieser obere Theil unter Verkürzung zu einer gelbbraunen Masse, welche den Samen nach seinem Scheitel hin abschliesst.

Ich will zuerst das Verhalten der oberen Hälfte der Samenanlage verfolgen. Dieselbe wird in der jugendlichen Anlage durch den in Fig. 1 auf Taf. VII bezeichneten Rest des inneren Integumentes mit der Mikropyle, sowie durch die Ränder des äusseren Integumentes nach aussen hin abgeschlossen. Die abwärts folgenden Gewebeschichten verlieren, ohne dass Theilungen in ihnen stattfinden, unter gleichzeitiger Längsstreckung zusehends ihren Stärkegehalt. Gleichzeitig vergrössert sich im Innern, unter Resorption der begrenzenden Zellen, die den Embryosack ersetzende Embryonalhöhle, in deren Mikropyleende an Stelle der in Fig. 1 gezeichneten Eizelle nunmehr der Embryo bzw. der Suspensor desselben (Taf. VII, Fig. 2) zur Entwicklung kommt<sup>1)</sup>. Bald darauf erfolgt auch die Aufzehrung des äusseren Integumentes, dicht unterhalb des Exostomrandes in der von Wilson angedeuteten Weise und gestattet dem frei nach aussen ragenden Suspensor den Durchtritt. Derselbe ist durch seine stark verlängerten, engen sowie äusserst zarten und dünnwandigen Zellen sofort zu erkennen und wächst nunmehr nach abwärts, um die Samenanlage herum. Nach der Spitze hin sind seine Zellen plasmareich und machen den Eindruck eines mit Spitzenwachsthum seiner Elemente ausgestatteten Hyphenbündels. Es ist hier also kein kleinzelliges Meristem und auch keinerlei Andeutung eines Haubengewebes vorhanden. Gewöhnlich endet der freie Suspensoransatz an der Stelle, wo das plasmareiche Gewebe der unteren Hälfte der Anlage beginnt. Nimmt dieses an Umfang zu, so wird das Anhängsel stark gedrückt und presst sich bisweilen so gegen die Samenanlage, dass deren Aussenwand einen der Form des Anhängsels entsprechenden Eindruck erleidet. Trotz dieser Einengung vermag die Spitze weiter zu wachsen, ohne einen besonderen Einfluss auf die Gewebe des Chalazatheiles erkennen zu lassen.

1) Ueber die Zelltheilungsvorgänge, welche zur Suspensor- und Embryobildung führen vergl. ausser Schacht (Botan. Ztg. 1855, Sp. 643 ff.) besonders Hegelmaier (loc. cit., p. 157 ff.).

Mit der Längsstreckung der inhaltsarmen Zellen in der oberen Region der Anlage vollziehen sich gleichzeitig weitere Vorgänge.

Von vornherein ist die Gewebeparthie um das absteigende Raphebündel kräftiger entwickelt. Das Bündel selbst liegt etwa vier bis fünf Schichten von der Samenanlage entfernt. Im unteren Winkel zwischen der inneren Pericarpwand und der Anlage wölben sich die Epidermiszellen der letzteren mehr oder weniger stark papillös hervor. Ueberschreitet man das Raphebündel nach dem oberen Theile der Embryonalhöhle hin, so beobachtet man eine Streckung der Zellen in der Richtung der Mikropyle, während sie dann weiter abwärts schräg oder senkrecht gegen letztere auswachsen. In der unmittelbaren Umgebung dieses Theiles der Embryonalhöhle behalten die Zellen eine Zeitlang ihre Theilungsfähigkeit, die aber bald, und zwar an verschiedenen Stellen verschieden früh erlischt. Hierdurch werden auffällige Emergenzen und faltenähnliche Protuberanzen gebildet, welche die obere Hälfte der Embryonalhöhle unregelmässig verengen, so dass dieselbe auf den Längsschnitten als ein zackig begrenzter Kanal erscheint (cfr. Taf. VII, Fig. 2 u. 4), in welchen sich der embryotragende Suspensorast erstreckt. Letzterer folgt jedoch nicht den Zacken und Buchten, obwohl er aus dünnwandigen, langgestreckten Zellen besteht. Nach der Mikropyle hin legt er sich unter leichter Krümmung der Rapheseite an, auf welcher sich die zackige Form des Kanals verliert und geht dann in den unmittelbar unter der früheren Mikropyle liegenden Knollentheil des Suspensors über. Letzterer zeigt jetzt bereits nach der Rapheseite hin die mit einem plasmareichen kleinzelligen Meristem abschliessende Zweiganlage, um welche das Gewebe mit Stärkemassen reich erfüllt ist (Taf. VII, Fig. 2 u. 3). Zur gleichen Zeit bildet sich hinter dem in der Mittelsäule des Fruchtknotens absteigenden Aste (wie es Wilson angegeben hat) ein Spalt, welcher zum Theil das Bündel selbst durchsetzt, von welchem aus man zahlreiche Tracheidenenden isolirt in die Spalthöhle hineinragen sieht<sup>1)</sup>.

---

1) Ein ähnliches Verhalten durch Spaltrisse freigewordener Tracheiden beschrieb neuerdings J. Schrenk in seiner Mittheilung „On the histology of the vegetative organs of *Brasenia peltata* Pursch.“ (Bull. of the Torrey botan. club, vol. 15, 1888.)

Hegelmaier scheint das Eindringen des inneren Appendix in diesen Bündelspalt nicht beobachtet zu haben. Seine Angaben beziehen sich nur auf die Zustände, in welchen der sehr kurze Fortsatz noch ganz von Parenchym umgeben ist<sup>1)</sup>.

Bei vorgerückterer Samenreife fand ich seine Gestalt ähnlich wie die des freien dorsalen Auswuchses. Seine langgestreckten zartwandigen Zellen erfahren aber wellige Verkrümmung, sobald die Spitze des Appendix im Grunde des Spaltkanales auf Widerstand stösst, weil die intercalare Streckung noch längere Zeit in ihnen andauert (Taf. VII, Fig. 5).

Noch ehe sich der Placentarfortsatz völlig entwickelt hat, hören alle Wachsthumerscheinungen in dem bisher besprochenen oberen Abschnitte der Samenanlage auf. Es finden nur noch passive Formänderungen statt, und zwar in Abhängigkeit von der mächtigen Entwicklung der unteren Hälfte der Samenanlage. Diese Veränderungen machen sich zuerst dadurch bemerklich, dass der anfangs vertical von der Mikropyle nach der Chalaza absteigende obere Theil der Embryonalhöhle umsomehr nach der Raphe hin bogig gekrümmt wird, je weiter die Embryoentwicklung fortschreitet. Hat in ihm die Bildung der Protuberanzen stattgefunden, so liegt der Kanal schon fast horizontal.

Im nahezu reifen Samen ist diese Richtungsänderung noch viel auffälliger. Da nun während derselben die Gewebe auf der Dorsalseite stark gedehnt werden, so tritt ein Zusammendrücken der Zellen und bei der Samenreife unter Vertrocknen und Schrumpfen ein weitgehendes Obliteriren ein, wodurch der oben erwähnte Abschluss der Samenschale am Samenscheitel erfolgt. Die verschrumpfte Masse entbehrt natürlich jeder mechanischen Festigung und kann mit ziemlicher Leichtigkeit entfernt werden.

Viel wichtiger ist für die Samenentwicklung die Ausbildung der unteren, ausschliesslich der Chalaza angehörigen Hälfte der Samenanlage. Schon frühzeitig nimmt innerhalb dieser die embryonale Höhle die Gestalt einer sich mehr und mehr erweiternden Kugel an, welche mit halsartig verengtem Theile in den oben besprochenen

1) Hegelmaier sagt loc. cit., p. 165:

„Er steckt hier in einem Kanal, dessen Wandungen und Umgebung von einem mit Stärke strotzend gefüllten Gewebe gebildet werden.“

Man vergleiche hierzu auch die vom Autor gegebene Fig. 11 auf Taf. 9.

Suspensorkanal überführt. Der Abschluss dieser Höhle wird dadurch halsartig verengert, dass die letzte Protuberanz des Suspensorkanals lange Zeit durch die Theilungsfähigkeit ihrer Zellen vergrössert wird. Nach aussen hin grenzt sich dadurch das Chalazameristem flaschenförmig ab. Nach innen zu verengt sich aber der Suspensorkanal mehr und mehr, bis endlich die Protuberanz so weit hervorragt, dass sie nur noch dem embryotragenden Suspensorast den Durchtritt gestattet.

Diese Erscheinung ist von hoher Wichtigkeit; denn da die Mikropyle der Samenanlage gar keinen Zusammenhang mehr mit der Embryohöhle erkennen lässt und durch die Obliteration der ganzen oberen Hälfte der Anlage dem Samen an seinem Scheitel gar kein mechanischer Schutz geboten wird, so wird durch den Zusammenschluss der letzten Protuberanz ein Ersatz des sonst aus der Mikropyle hervorgehenden Samenmundes geschaffen. Man könnte hier also ohne Weiteres von einer secundären Mikropyle sprechen.

Die Zellen rings um dieselbe sind im Grossen und Ganzen parallel dem secundären Mikropylekanal gerichtet. Nahe demselben bleiben die Zellen lange Zeit plasmareich, und zur Reifezeit speichern sie eine gelbbraune Farbstoffmasse auf. Dadurch wird die ganze Scheitelparthie des Samens bzw. der hier liegenden Kotyledonenabschnitte mit einer Decke überzogen, von welcher ich annehmen möchte, dass sie dem Mangel einer mechanischen Festigung durch irgend welche schützenden Inhaltstoffe abhilft.

Im reifen Samen ist die secundäre Mikropyle auf medianen Längsschnitten schon makroskopisch sichtbar. Sie erreicht mehr als einen Millimeter Länge. Gewöhnlich ist das Gewebe auf ihrer Rapheseite mächtiger entwickelt und höher hervorgewölbt, so dass der Samenmund schief abgeschnitten erscheint. Diese Beobachtung gewinnt noch dadurch Interesse, dass neuerdings von Hegelmaier das umgekehrte Verhalten bei *Linum*arten beobachtet wurde<sup>1)</sup>. Bei diesen tritt eine partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsackes, und zwar seiner unteren, die Antipoden umschliessenden Hälfte, ein.

---

1) Cfr. Fr. Hegelmaier, Ueber partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsackes. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1891, p. 257 ff. und Taf. XV.

Bei *Tropaeolum* wird umgekehrt die obere Hälfte der Keimhöhle abgeschnürt. Besonders interessant ist mir der Vergleich von *Tropaeolum* mit *Linum angustifolium* Huds., *L. grandiflorum* Dess. und *L. austriacum* L., weil nach den von Hegelmaier gegebenen Abbildungen bei diesen Arten, wenn mir der Ausdruck gestattet ist, eine analoge „secundäre Mikropyle“ entsteht (offr. Taf. XV, Fig. 7, 9 u. 11).

Soweit die den Embryo aufnehmende Höhle reicht, zeigt das Chalazagewebe folgenden Bau:

Die Epidermis besteht aus kleinen inhaltsarmen, anfänglich auf den Schnitten quadratisch erscheinenden Zellen. Unter ihr liegen mehrere (fünf bis acht) Schichten dünnwandigen Parenchyms, in welchem das weiterhin zu besprechende Bündelsystem zur Entwicklung kommt. Die Zellen dieses Parenchyms füllen sich frühzeitig mit Stärke, welche bis kurz vor der Samenreife erhalten bleibt. Es entspricht diese Gewebeparthie der Holfert'schen Nährschicht. Unter ihr liegen sehr kleine plasmareiche Zellen, welche vier bis acht concentrisch die Embryonalhöhle umgebende Schichten bilden. Ihr Abschluss nach innen ist undeutlich, weil hier freie Endospermzellen aufliegen und ausserdem eine allmähliche Resorption der Innenschichten sich vollzieht.

Im reifen Samen sieht man die Oberhaut der die Hauptmasse des Samens ausmachenden Kotyledonen mit den Resten der obliterirten Schichten in Contact. Dann folgen gewöhnlich noch vier nicht der Obliteration anheimgefallene concentrische Schichten, welche sich vor dem Stärkeparenchym durch etwas stärker lichtbrechende Wände und ihren Farbstoffgehalt auszeichnen. Sie werden, besonders in den inneren drei Schichten, von einer röthlichen Farbstoffmasse gleichförmig erfüllt, doch erscheinen bisweilen auch einzelne Zellen dunkelroth bis chokoladenartig gebräunt (Taf. VII, Fig. 6). — In älteren Samen sind die Farbstoffmassen intensiv braunroth oder fast schwarz. Auch findet man hin und wieder die innersten Zellschichten farbstoffarm und auch die äussersten Schichten mit farblosen Zellen untermischt. Bei dieser Nachreifeerscheinung verliert sich allmählich der Stärkegehalt im Stärkeparenchym, so dass eine Beziehung zwischen Farbstoffbildung und dem Verschwinden der Stärke wahrscheinlich ist.



Die Oberhaut bleibt auch im völlig reifen Samen dünnwandig und farblos. Sie schmiegt sich der inneren Epidermis des Pericarps meist lückenlos an und kann dieselbe zum Theil zerdrücken. Mechanische Zellen werden weder im Pericarp<sup>1)</sup>, noch in dem letztbesprochenen Theile der Samenschale entwickelt. Nichtsdestoweniger sind die Samen von *Tropaeolum* ausserordentlich hart, weil bekanntlich die Kotyledonen ausser reichem Stärkegehalt durch stark verdickte als Reservestoff fungirende Amyloidwände ausgezeichnet sind<sup>2)</sup>.

In der vorangehenden Beschreibung habe ich absichtlich die während der Entwicklung der Samenanlage zum Samen sich vollziehenden Veränderungen des Bündelsystems nicht erwähnt, weil dieses eine besondere Besprechung erheischt. Während nämlich in der jugendlichen Samenanlage nur der in Fig. 1 gezeichnete einfache Raphestrang vorhanden ist, sieht man denselben bei der fortschreitenden Ausbildung, immer der Contour der Samenanlage folgend, um den Chalazascheitel herumwachsen und auf der Dorsal-seite mikropylewärts wieder aufwärts steigen. Er stellt sein Aufsteigen erst dann ein, wenn er etwa in der Höhe der secundären Mikropyle angelangt ist. Während der Zeit, innerhalb deren die Ausbildung dieser Mikropyle stattfindet, zweigt sich in ungefähr gleicher Höhe vom absteigenden Raphestrange in horizontaler Richtung nach rechts und links je ein Seitenbündel ab. Diese beiden Seitenbündel wachsen, ebenfalls der Aussencontour der Anlage folgend, gegen das Ende des aufsteigenden Raphebündels hin; sie nähern sich also zangenartig einander, bis sie sich endlich zu einem horizontalen Bündelringe zusammengeschlossen haben. Von diesem aus zweigen sich nun feinere Bündelchen ab, jedoch ausschliesslich nach unten, in der Richtung nach dem Scheitel des Chalazatheiles hin. Diese Bündelchen gabeln sich bisweilen oder senden Anastomosenästchen aus wenigen Tracheiden und wenigen dünnwandigen Elementen nach den Nachbarbündeln hin ab, so dass schliesslich die ganze untere Hälfte der Samenanlage von einem complicirten Bündelsystem durchzogen wird, welches überall in un-

1) Das Pericarp ist in Folge dessen leicht zerreiblich.

2) Vergl. hierzu: R. Reiss, Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen. Landw. Jahrbuch. v. Nathusius und Thiel, Berlin 1889.

gefähr gleicher Entfernung von der Samenepidermis in dem früher besprochenen stärkerführenden Parenchym verläuft.

Das ringförmige Bündel liegt beim reifen Samen ungefähr an der Stelle, wo das früher besprochene obliterirende, aus der oberen Hälfte der Samenanlage hervorgehende Gewebe beginnt. Auf diese Nervatur des Samens hat übrigens schon Le Monnier in seinen „Recherches sur la nervation de la graine“<sup>1)</sup> aufmerksam gemacht. Er hat aber nur die fertigen Zustände beobachtet und giebt deshalb wohl an, dass bei *Tropaeolum* überhaupt keine Raphe vorhanden sei. Den von mir als Raphebündel bezeichneten Strang, welcher keinerlei Seitenzweige nach aufwärts abgiebt, hält er offenbar für gleichwerthig mit den beiden zangenartig verlaufenden horizontalen Zweigen. Der gemeinsame durch den Funiculus in die Mittelsäule des Fruchtknotens ausbiegende Theil des Raphebündels ist beträchtlich stärker. Auf dieser Beobachtung beruht jedenfalls die folgende Aeusserung Le Monnier's:

„A son entrée dans le spermodermis, le faisceau du funicule se divise en deux branches horizontales qui forment un collier autour de la base des cotylédons.“

Es ist aber zweifellos dieses „collier“ eine nachträgliche Bildung.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

Den vorangehend erörterten Untersuchungen lag die Absicht zu Grunde, die Kenntniss der histogenetischen Beziehungen zwischen den Geweben, bezw. den Organen der Samenanlage und den Gewebeschichten der reifen Samenschalen mit einem kleinen Beitrage fördern zu helfen. Die Lösung der hiermit verknüpften Fragen musste naturgemäss an die übliche Unterscheidung von Samenanlagen mit nur einem Integumente und von solchen mit zwei Integumenten anknüpfen. Dementsprechend mögen die Ergebnisse der Untersuchungen eine Sonderung nach diesem Gesichtspunkte erfahren, umsomehr, als sich dieselbe auch für die Beurtheilung der Samenschale als berechtigt erweist.

1) Cfr. loc. cit., t. 16, p. 277.

Die von mir beobachteten aus „monochlamydischen“ Anlagen hervorgehenden Samen stimmen sämmtlich — und es dürfte dies einer durchgreifenden Regel entsprechen — darin überein, dass das Integument von vornherein eine mächtige Entwicklung gegenüber dem Nucellus erfährt. Es gilt dies in gleicher Weise für die hängend epitropen Samenanlagen der Convolvulaceen. In beiden Fällen ist der Nucellus minimal entwickelt, in beiden wird er ausserordentlich frühzeitig durch den unmittelbar unter der Kernwarze liegenden Embryosack resorbiert, und in beiden Fällen weist auch ein langer, enger Mikropylekanal dem Pollenschlauche den Weg zur Eizelle. Zur Zeit der Befruchtung ist vom Nucellus kaum eine Spur erhalten; die Samenschale muss also lediglich aus dem Integumentgewebe hervorgehen. In den untersuchten Fällen wird aber — und auch dies scheint wiederum eine durchgreifende Regel für monochlamydische Anlagen zu sein — nur ein Theil des Integuments für die Bildung der Samendecke herangezogen. Die Mehrzahl der Zellschichten wird von innen her durch das zur Ausbildung kommende Nährgewebe verzehrt. Nur die Wandreste werden unter Zerdrückung der Zelllumina zu einem fast unkenntlichen papierartigen Häutchen zusammengepresst. Der widerstandsfähige, die eigentliche Samenschale darstellende periphere Integumentrest beschränkt sich bei *Ipomoea* auf drei bis vier Gewebeschichten, deren innerste durch ihre palissadenartige Ausbildung dem Samen den nothwendigen mechanischen Schutz gewährten. Bei den Umbelliferen liegt die weitestgehende Resorptionserscheinung des Integumentes vor. Hier bleibt nur die äussere Epidermis desselben als Samenschale erhalten. Nach der biologischen Seite ist diese morphologische Thatsache leicht verständlich, weil den Umbelliferensamen durch das sie dauernd umhüllende Pericarp ein genügender Schutz erwächst<sup>1)</sup>.

Beachtenswerth erscheint mir auch die Thatsache, dass bei den Umbelliferen und bei den Convolvulaceen auf der Raphe-seite ein mehr oder minder beträchtlicher Parenchymrest in der Umgebung des Raphebündels erhalten bleibt, welcher bei *Ipomoea*

---

1) Nichtsdestoweniger halte ich es für wenig empfehlenswerth, nach dem Vorbilde von *Haberlandt* und *Marloth*, unter einseitiger Betonung der Schutzmittel der Samen, jeden Unterschied zwischen Samenschale und Pericarp ausser Acht zu lassen.

während der Samenentwicklung als ein weit in das Sameninnere vorspringendes Septum auftritt, durch welches selbst die Kotyledonen des Keimlings in ihrer Ausgestaltung auffällig beeinflusst werden. Bei den Umbelliferen steht hiermit nur die Ausgestaltung des Endospermkörpers in Beziehung. In allen untersuchten Fällen tritt aber die Wechselbeziehung zwischen der Erhaltung des Parenchymrestes und der Ausbildung des Systems der Raphembündel in den Vordergrund, ein Punkt, welcher sich einer besonderen Untersuchung empfiehlt.

Die „dichlamydischen“ Samenanlagen zeigen bezüglich der Bildung der Samenschale noch mannigfaltigere Unterschiede. Ihr äusseres Integument entwickelt sich mit wechselnder Schichtenzahl. Dasselbe ist bei *Oenothera* ursprünglich dreischichtig, bei *Aesculus* und *Tropaeolum* hingegen treffen wir es vielschichtig. Nach der Befruchtung erfährt die Schichtenzahl bei *Oenothera* durch intercalare Theilungen eine vorübergehende Vermehrung, während bei *Aesculus* ein ausgiebiges Dickenwachsthum eintritt<sup>1)</sup>.

Aehnlich sind die Variationen des inneren Integumentes. Bei *Oenothera* zeigt es die minimale Dicke; hier ist es zweischichtig, besteht also nur aus äusserer und innerer Epidermis. Mehrschichtig ist das innere Integument bei *Aesculus* und vielschichtig bei *Tropaeolum*. Diese mannigfaltige Ausbildung des inneren Integuments der dichlamydischen Anlagen ist insofern beachtenswerth, als nach den Angaben derjenigen Forscher, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen beschäftigt haben, das innere Integument ausschliesslich aus dem Dermatogen des Ovularhöckers hervorgeht. Diese Auffassung vertreten unter anderen Barcianu<sup>2)</sup>, Hanstein<sup>3)</sup>, Schmitz<sup>4)</sup>, Warming<sup>5)</sup> und Strasburger<sup>6)</sup>.

---

1) Ganz unabhängig hiervon ist natürlich die event. später eintretende Obliteration gewisser Zellschichten des äusseren Integumentes.

2) Barcianu, Blütenentwicklung der Onagraceen in Schenk u. Luerssens Mittheil., Bd. II, p. 81.

3) Hanstein und Schmits, Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Piperaceen. Bot. Ztg. 1870, Sp. 40.

4) Fr. Schmitz, Die Blüten-Entwicklung der Piperaceen. Hanstein's Botan. Abhandl., Bd. II, Heft 1, p. 26, Bonn 1872.

5) E. Warming, De l'ovule. Ann. scienc. nat., 6. série, t. 5, p. 178.

6) Ed. Strasburger, Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872, p. 420.

Im Laufe der Samenentwicklung können nun dieselben Erscheinungen wie in dem äusseren Integumente Platz greifen. Bei *Oenothera* bleibt dasselbe dauernd zweischichtig. Bei *Aesculus* tritt die Obliteration zu einem papierdünnen Häutchen ein und nur an der Mikropyle bleibt die Zellstructur des inneren Integumentes dauernd erhalten.

Auch der Nucellus der dichlamydischen Anlagen verhält sich von Fall zu Fall verschieden. Er verschwindet frühzeitig, verdrängt durch den Embryosack oder die grosse Embryonalhöhle, wie bei *Aesculus*, oder er verschwindet erst spät, wie bei *Oenothera*. Bei dieser bleibt die epidermale Schicht nicht selten ziemlich deutlich erhalten, doch kann auch sie der Obliteration bis auf die zerdrückten Wandreste anheimfallen.

Bei *Tropaeolum* gehen äusseres und inneres Integument und selbst das Nucellargewebe frühzeitig zu Grunde, und dieser Fall leitet uns unmittelbar zur Betrachtung des Chalazatheiles über.

Von besonderem Interesse ist die vergleichende Betrachtung des Chalazagewebes, besonders soweit dasselbe mit der Ausgliederung des Raphebündels in Beziehung steht. Bei *Oenothera* markirt sich nur eine kleine Zellgruppe zwischen dem Ende des Raphebündels und dem Grunde des Nucellus durch ihren Plasmareichthum. Bei *Aesculus* entspricht dieser Gruppe die Gewebeparthie unter der verbreiterten Basis des Nucellus, welche von den Auszweigungen des Raphebündels umschlossen wird.

Bei *Tropaeolum* verschwindet der Nucellus, sowie der basale Theil des inneren Integumentes bis auf den unscheinbaren Mikropyle-rest so frühzeitig, dass zur Zeit der Empfängnisreife die Samenanlage nur noch am Scheitel ihren dichlamydischen Charakter verräth. Im Uebrigen besteht sie ganz und gar aus einem mächtigen plasmareichen Chalazagewebe, dessen Ausbildung wiederum mit der Entwicklung des Raphebündels und seiner Verzweigungen in engster Wechselbeziehung steht.

Handelt es sich nun um die Frage, woraus schliesslich die Samenschale der reifen Samen hervorgeht, sofern eine dichlamydische Anlage den Ausgangspunkt bildete, so ist dieselbe dahingehend zu beantworten, dass sich beide Integumente oder eines derselben und in seltenen Fällen keines von beiden betheiligen. Bei *Oenothera* bleiben beide Integumente mit allen ihren Schichten dauernd er-

halten, während bei *Aesculus* die lederige Samenschale ausschliesslich als Product des äusseren Integumentes zu betrachten ist. Bei *Tropaeolum* leitet sich die Testa aus den äusseren Schichten der Chalaza her. Sie liefert mithin einen ähnlichen Fall, wie ich ihn bereits für *Ricinus* beschrieben habe<sup>1)</sup>; denn auch bei *Ricinus* ist der weitaus grössere Theil der Palissadenschicht und des Innenhäutchens aus dem Chalazatheile hervorgegangen.

Zum Schlusse meiner Ausführungen sei es mir gestattet, noch auf einige der Specialergebnisse meiner Untersuchung hinzuweisen.

Für *Ipomoea* wurde die Abgrenzung des Nucellus, der Verlauf und die Ausbildung der Mikropyle, die Bedeutung des medianen Septums und das Vorhandensein eines Obturators, sowie die Aufklärung seiner Function erbracht.

Die Entwicklungsgeschichte der Samen von *Aesculus Hippocastanum* L. fand eine besondere Berücksichtigung. Die Insertions- und Krümmungsverhältnisse der Anlagen, über welche die systematischen Werke allerwärts irrthümliche Angaben verbreiten, wurden berichtigt. Auch für die Entstehung der Wurzeltasche von *Aesculus* konnte die erwünschte Aufklärung gegeben werden.

Den bisher bekannten Fällen der partiellen Obliteration der Keimhöhle wurde ein weiterer (*Tropaeolum*) zugesellt, welcher insofern principiell wichtig ist, als er die Möglichkeit einer Obliteration der oberen Hälfte der Keimhöhle zeigt.

---

1) Cfr. l. c., p. 14 ff.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel IV.

Fig. 1—3. *Foeniculum capillaceum* Gilib.

Fig. 1. Median geschnittene Samenanlage. Vergr. 80 mal.

Fig. 2. Ein Entwicklungszustand der anatrop werdenden Anlage. Vergr. 80 mal.

Fig. 3. Querschnitt durch ein reifes Theilfrüchtchen. Vergr. 25 mal. p = Pericarp. i = innere Epidermis desselben. t = Samenschale, zum grösseren Theile Epidermis des Integumentes. r = Raphebündel. end. = Endosperm.

Fig. 4—15. *Ipomoea purpurea* L.

Fig. 4. Samenanlage aus einer jungen Blüthe vor der Anthese. Vergr. 140 mal. obt. = Obturator.

Fig. 5. Samenanlage mit embryonaler Anlage. Vergr. 25 mal. obt. = Obturator. m = Mikropyle, mit Gummimassen verstopft. s = Suspensor. e = Embryonalkugel. v = Aussenfläche. d = Rückenkante. r = Raphebündel.

Fig. 6. Halbreifer Same, median halbirt. Vergr. 15 mal. s = Septum. r = Raphebündel. m = Mikropyle (Anfang). w = Keimwürzelchen. pl = Plumula. cot. = Kotyledonen. end. = Schleimendosperm.

Die Pfeile 7—10 deuten die Schnittrichtungen für die Fig. 7—10 an.

Fig. 7—10. Querschnittsbilder aus halbreifen Samen, entsprechend den Pfeilrichtungen in Fig. 6. Vergr. Fig. 7—9 10 mal; Fig. 10 15 mal. t = junge Samenschale. end. = Schleimendosperm. cot. = Kotyledonen. s = Septum. w = Keimwürzelchen. g = Rest der Gewebebrücke.

Fig. 11. Querschnitt durch den unteren Theil des Fruchtknotens einer Blütenknospe. Vergr. 40 mal. p = Fruchtknotenwandung. l = Leitgewebe des Griffels. obt. = Obturator. g = Gewebebrücke. m = Mikropyle in stärkerem Gewebe.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Aussenfläche eines jungen Samens. Vergr. 450 mal. ep. = Epidermis. 1 und 2 = Schichten, aus welchen vorzugsweise die Palissaden gebildet werden. 3 = Grenzschicht des Stärkeparenchyms.

Fig. 13—15. Längsschnitt durch die äussersten Schichten der Seitenfläche eines halbreifen Samens mit verschiedener Ausbildung der Palissaden. Vergr. 230 mal. In allen Figuren ist ep = Epidermis.

1. = Erste hypodermale Schicht. Dieselbe bleibt streckenweise dünnwandig, bald wird sie zu einer Palissadenschicht. Der Uebergang ist bald unvermittelt, bald ein allmählicher.
2. = Zweite hypodermale Schicht. Sie wird durchweg zur Palissadenschicht. In Fig. 13 sind ihre Zellen quergeheilt.
3. = Dritte Schicht unter der Epidermis. Sie gehört entweder dem Stärkeparenchym an oder sie wird streckenweise zur Palissadenschicht, besonders dann, wenn die Schicht dünnwandig bleibt.

Tafel V.

Fig. 1—4. *Ipomoea purpurea* L.

Fig. 1. Schnitt durch die Samenschale in der Nähe des Nabels, unterhalb des Eintritts des Raphebündels in den Samen. Vergr. 200 mal. ep = Epidermispapillen, zum Theil zu Haaren ausgewachsen und quergeheilt.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch die Innenfläche eines halbreifen Samens mit dem Mikropyle-Eingang. Vergr. 400 mal.

Fig. 3. Querschnitt durch die Uebergangsregion zwischen Aussen- und Innenfläche. Bei a die Abrissstelle der Gewebebrücke. Vergr. 140 mal.

Fig. 4. Oberflächenbild einer nicht palissadenartig entwickelten Parthie der hypodermalen Schicht. Die Mutterzellen sind durch annähernd parallele wellige Wände getheilt. Vergr. 450 mal.

Fig. 5. *Ipomoea sibirica* Jacq.

Längsschnitt durch die reife Samenschale. Vergr. 400 mal. ep = Epidermis mit grossen flaschenförmigen Papillenzellen. Schicht 1 schwach verstärkt. Schicht 2 als Palissadenschicht mit Lichtlinie entwickelt.

Fig. 6—8. *Oenothera biennis* L.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Randparthie einer Samenanlage. Vergr. 600 mal. a = Dreischichtiges äusseres Integument. b = Zweischichtiges inneres Integument. c = Nucellargewebe.

Fig. 7. Querschnitt durch eine entwickelte Samenanlage. Vergr. 140 mal. a = Aeusseres Integument. i = Inneres Integument. n = Nucellus. em = Embryosack. r = Raphebündel.

Fig. 8. Querschnitt durch den reifen Samen. Vergr. 50 mal. a = Aeusseres Samenschale (äusseres Integument). i = Innere Samenschale (inneres Integument der Anlage). cot. = Kotyledonen. kr = Krystallschicht.

Tafel VI.

Fig. 1—10. *Aesculus Hippocastanum* L.

Fig. 1. Querschnitt durch den unteren Theil eines jugendlichen Fruchtknotens mit den drei apotrop gekrümmten Anlagen. Vergr. 16 mal.

Fig. 2. Querschnitt durch den oberen Theil desselben Fruchtknotens. Derselbe zeigt die drei oberen, epitrop gekrümmten Anlagen angeschnitten; die Septen des Fruchtknotens sind getrennt. Vergr. 16 mal.

Fig. 3. Median geschnittene, epitrope Samenanlage. Vergr. 25 mal. Die Pfeile a, b, c deuten die Schnittrichtungen an, durch welche die in Fig. 2 mit a, b, c bezeichneten Bilder der Anlagen hervorgerufen werden.

Fig. 4. Transversal angeschnittenes Fruchtfach mit den median getroffenen Samenanlagen. Vergr. 15 mal.



Fig. 5—7. Verschiedene Phasen der Krümmung und der Ausbildung der Embryonalhöhle. Vergr. 15 mal. m = Mikropyle. w = Tasche des Keimwurzels.

Fig. 8. Querschnitt durch die reife Samenschale. Vergr. 400 mal. ep = Epidermis.

$$\left. \begin{array}{l} p_1 = \text{dickwandiges} \\ p_2 = \text{lückenreiches} \\ p_3 = \text{zartwandiges} \end{array} \right\} \text{Parenchymgewebe.}$$

Fig. 9. Oberflächenschnitt durch die Epidermis der reifen Samenschale. Vergr. 160 mal.

Fig. 10. Oberflächenschnitt durch das lückenreiche Parenchymgewebe der Samenschale. Vergr. 160 mal.

#### Tafel VII.

Fig. 1—6. *Tropaeolum majus* L.

Fig. 1. Samenanlage zur Zeit der Empfängnisreife. Vergr. 40 mal. a = Aeusseres Integument. i = Inneres Integument. em = Embryosack. Die Eizelle und die Synergiden liegen in demselben der Mikropyle m an.

Fig. 2. Befruchtete Samenanlage. Vergr. 40 mal. m = Mikropyle. emb. = Embryo, dessen Suspensor in das äussere Anhängsel, app. ext., und das innere Anhängsel, app. int., ausgewachsen ist. sp = Spaltriss im absteigenden Ast des Raphebbündels. st = stärkereiches Gewebe.

Fig. 3. Das innere, gegen den Spalt des Raphebbündels wachsende Suspensoranhängsel. Vergr. 140 mal. mer. = Scheitelmeristem.

Fig. 4. Junger Same. Vergr. 20 mal. Papillöse Ausbildung der Suspensorzellen an der Hypophyse des Keimlings. Die sehr verkürzte Keimaxe trägt zwei stark entwickelte Kotyledonen.

m<sub>1</sub> = Ort der Mikropyle der Anlage.

m<sub>2</sub> = Secundäre Mikropyle.

Fig. 5. Fast reifer Same, vom Pericarp umschlossen. Vergr. 10 mal. p = Pericarp. t = Samenschale. r = Raphebbündel. cot. = Kotyledonen.

$$\left. \begin{array}{l} \text{app. ext.} = \text{Äusseres Anhängsel} \\ \text{app. int.} = \text{Inneres Anhängsel} \end{array} \right\} \text{des Suspendors.}$$

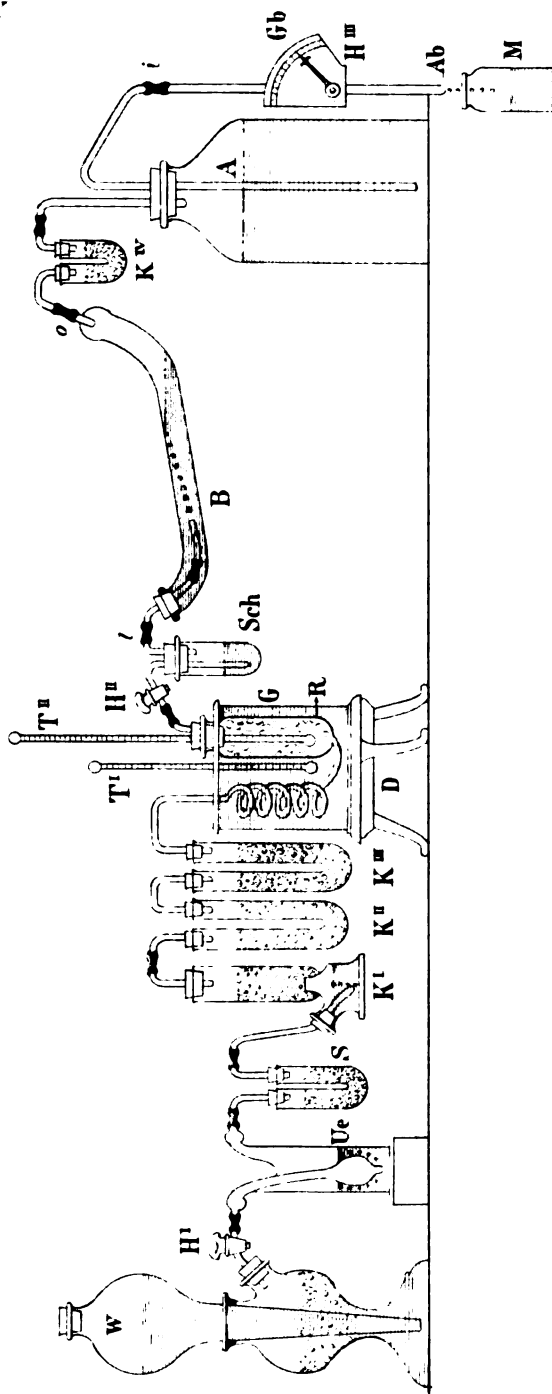
Fig. 6. Fast reife Samenschale. Vergr. 160 mal. Die innersten Schichten speichern Farbstoffe auf, die mittleren verlieren ihren Stärkegehalt. ep = Dünne wandige Epidermis.

# Inhalt

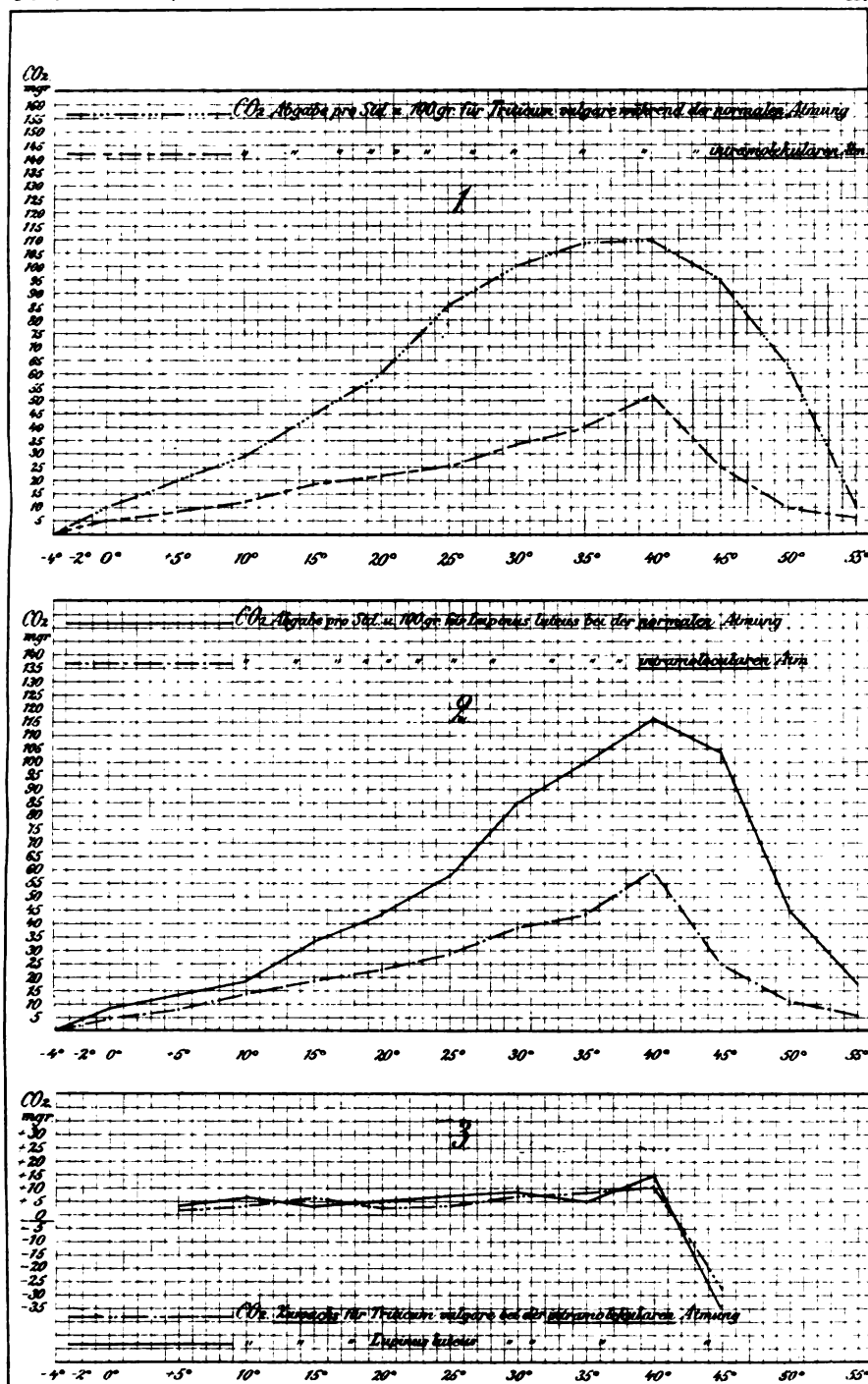
des vorliegenden 1. Heftes, Band XXV.

	Seite
<b>Anton Amm.</b> Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen. Mit Tafel I und II . . . . .	1
Erster Abschnitt. Fragestellung und historische Uebersicht . . . . .	1
Zweiter Abschnitt. Untersuchungsmethode . . . . .	11
Dritter Abschnitt. Resultate der Untersuchungen . . . . .	18
I. Welche Beziehungen bestehen zwischen der bei intramolekularer Athmung der Pflanzen producirten Kohlensäuremenge einerseits und der Höhe der Temperatur, welcher diese Pflanzen ausgesetzt sind, andererseits? . . . . .	18
II. In welchem Verhältnisse stehen die Kohlensäuremengen zu einander, welche eine Pflanzenspecies in verschiedenen Entwicklungsstadien bei normaler und intramolekularer Athmung abgibt? . . . . .	29
III. Wie gestaltet sich das Verhältniss der Kohlensäuremengen, welche verschiedene Organe einer Pflanzenspecies bei normaler und intramolekularer Athmung erzeugen? . . . . .	34
<b>Wilhelm Spatzier.</b> Ueber das Auftreten und die physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. Mit Tafel III . . . . .	39
Geschichtliches . . . . .	39
I. Die Methode zum Nachweis des Myrosins . . . . .	51
II. In welchen Pflanzen und Pflanzentheilen kommt Myrosin vor? . . . . .	54
III. Genauere Untersuchung der myrosinhaltigen Pflanzen . . . . .	56
A. Die Myrosinschläuche der Cruciferen . . . . .	56
1. Die Myrosinschläuche in den vegetativen Organen . . . . .	56
a) Reactionen . . . . .	56
b) Die Myrosinschläuche der Cruciferen im natürlichen, unveränderten Zustande . . . . .	61
c) Physiologische Beobachtungen an den Myrosinschläuchen der Cruciferen . . . . .	61

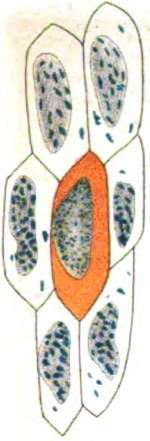
	Seite
2. Die Myrosinschlänche der Cruciferen-Samen . . . . .	65
a) Die Myrosinschlänche des Samens in unverändertem Zustande . . . . .	65
b) Das Verhalten der Myrosinkörner gegen Reagentien .	67
c) Physiologisches Verhalten der Myrosinkörner bei Quellung und Keimung . . . . .	68
B. Die myrosinhaltigen Zellen der Rosedaceen . . . . .	70
C. Das Myrosin im Samen von Viola . . . . .	71
D. Das Myrosin im Samen von Tropaeolum . . . . .	71
IV. Bedeutung des Myrosins im Leben der Pflanze . . . . .	72
Rückblick . . . . .	76
Erklärung der Abbildungen . . . . .	78
 <b>Georg Kayser. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Mit Tafel IV—VII . . . . .</b>	
Einleitung . . . . .	79
Specieller Theil. A. Samen aus Anlagen mit nur einem Integument	85
I. Umbelliferae . . . . .	85
Foeniculum capillaceum Gilib. . . . .	85
II. Convolvulaceae . . . . .	92
Ipomoea purpurea L. . . . .	92
Ipomoea sibirica Jacq. . . . .	108
B. Samen, welche aus Anlagen mit zwei Integumenten hervorgehen .	111
I. Onagraceae . . . . .	111
Oenothera biennis L. . . . .	111
II. Sapindaceae . . . . .	117
Aesculus Hippocastanum L. . . . .	117
III. Tropaeolaceae . . . . .	125
Tropaeolum majus L. . . . .	125
Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . .	141
Erklärung der Abbildungen . . . . .	146



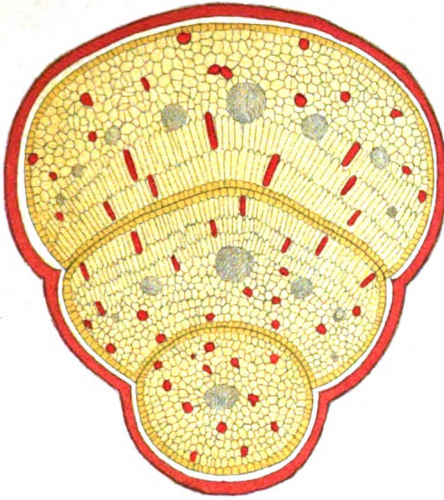




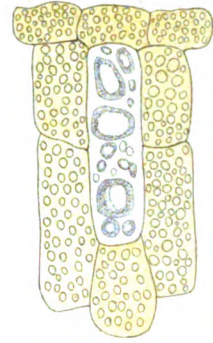




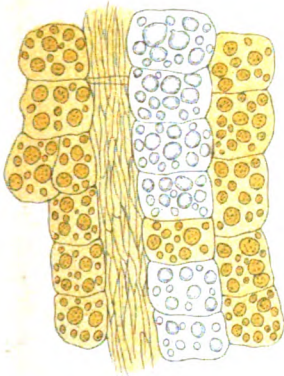
1.



2.



3.



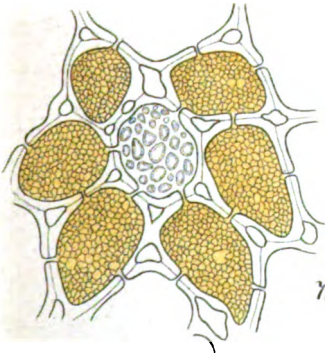
4.



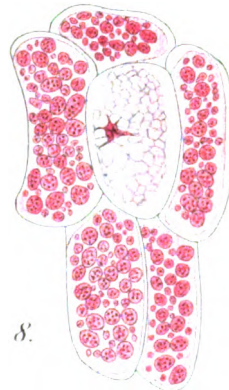
5.



6.



7.



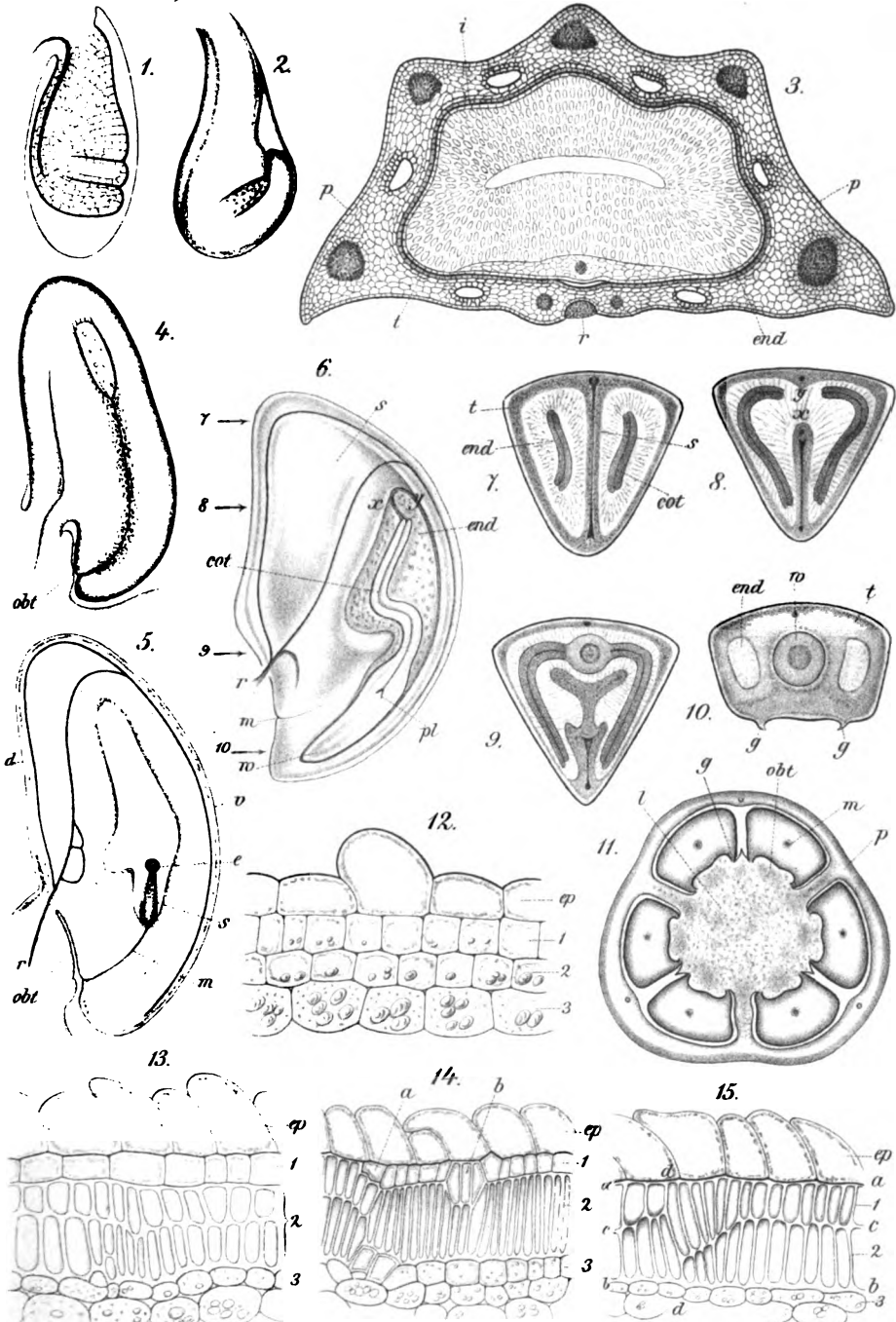
8.

*W. Spatzier ad nat. del.*

*C. Lauer lith.*



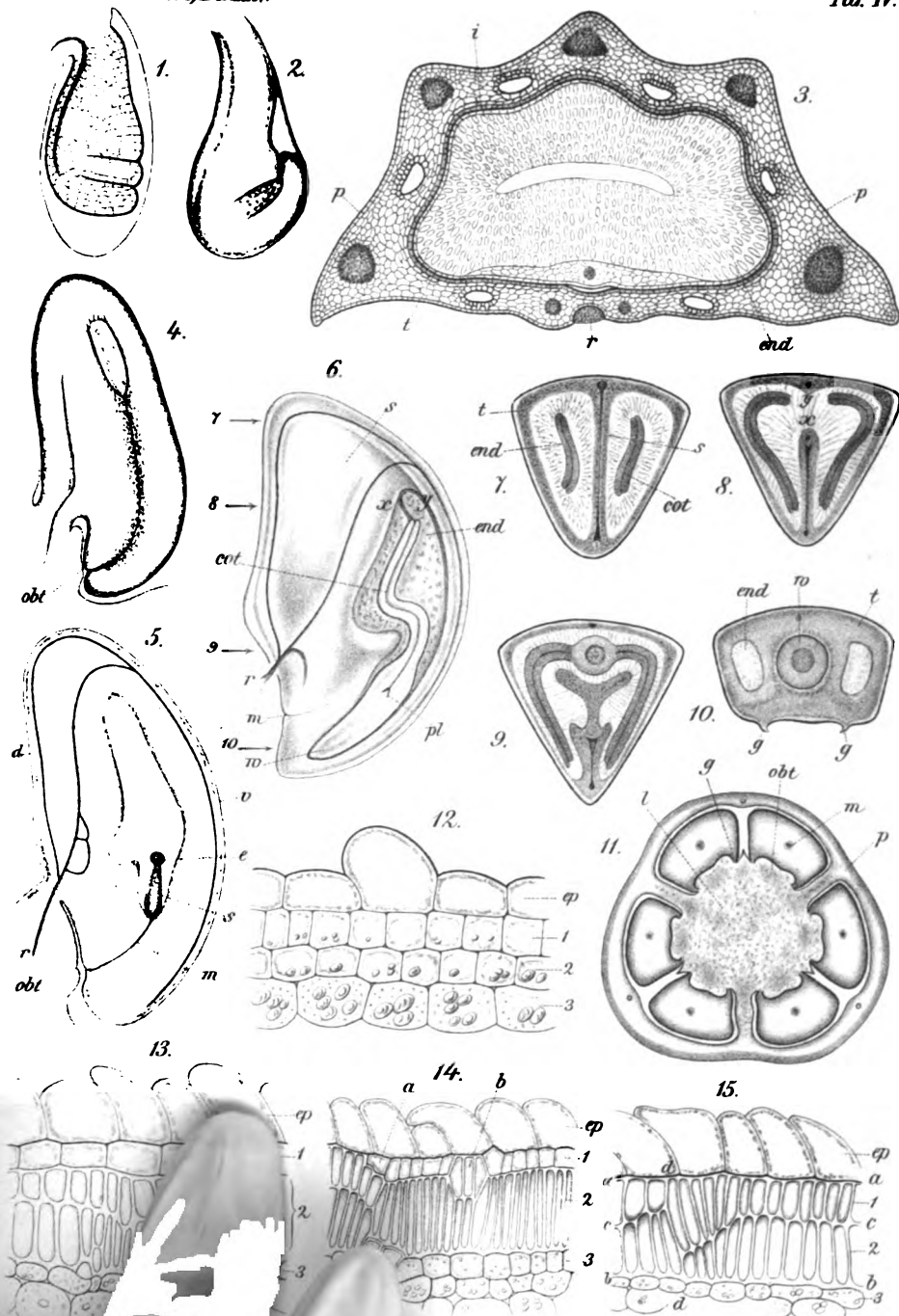




G. Knyser ad nat. del.

C. Laue lith.

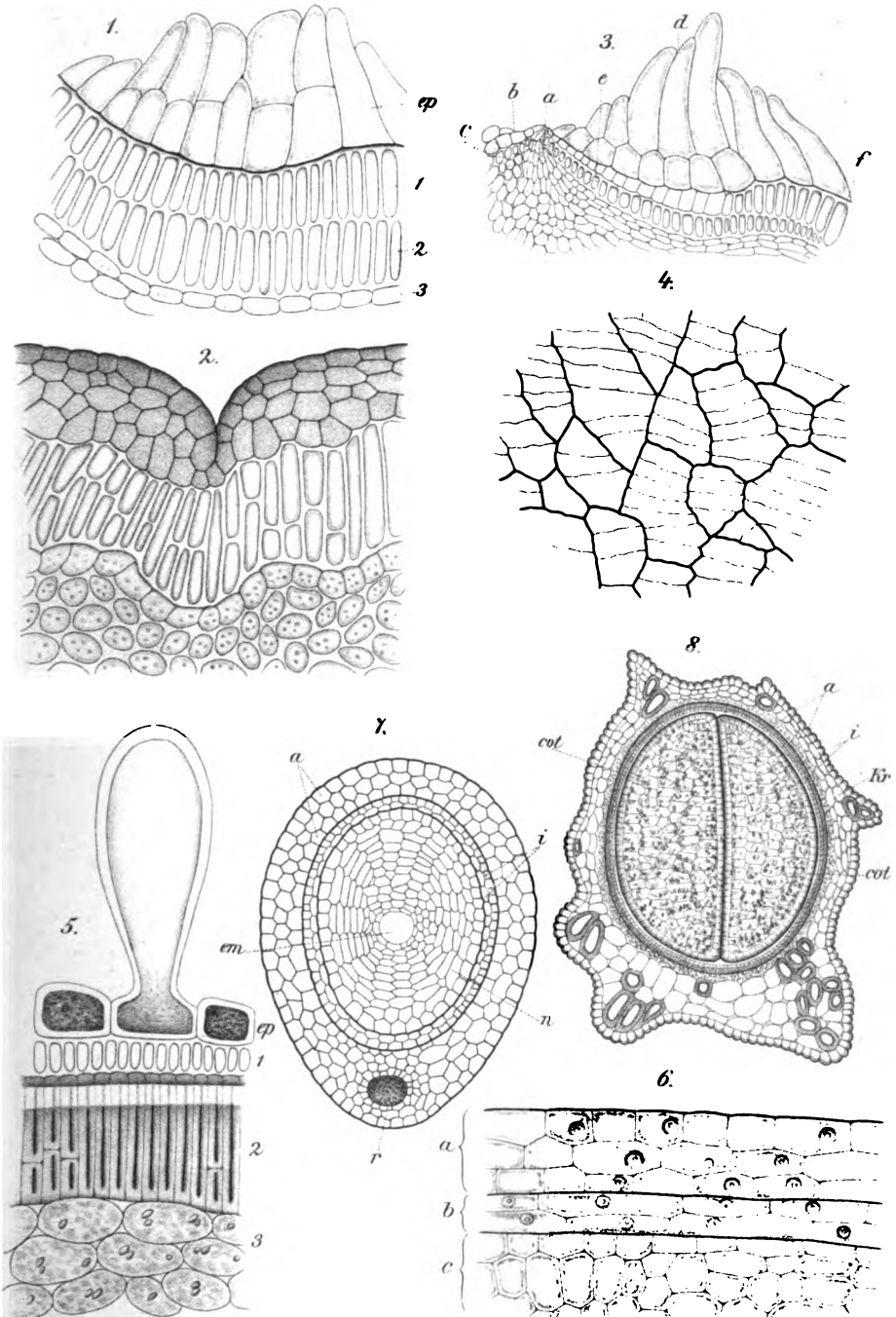




G. Bayerstadt

C. Laue lith.

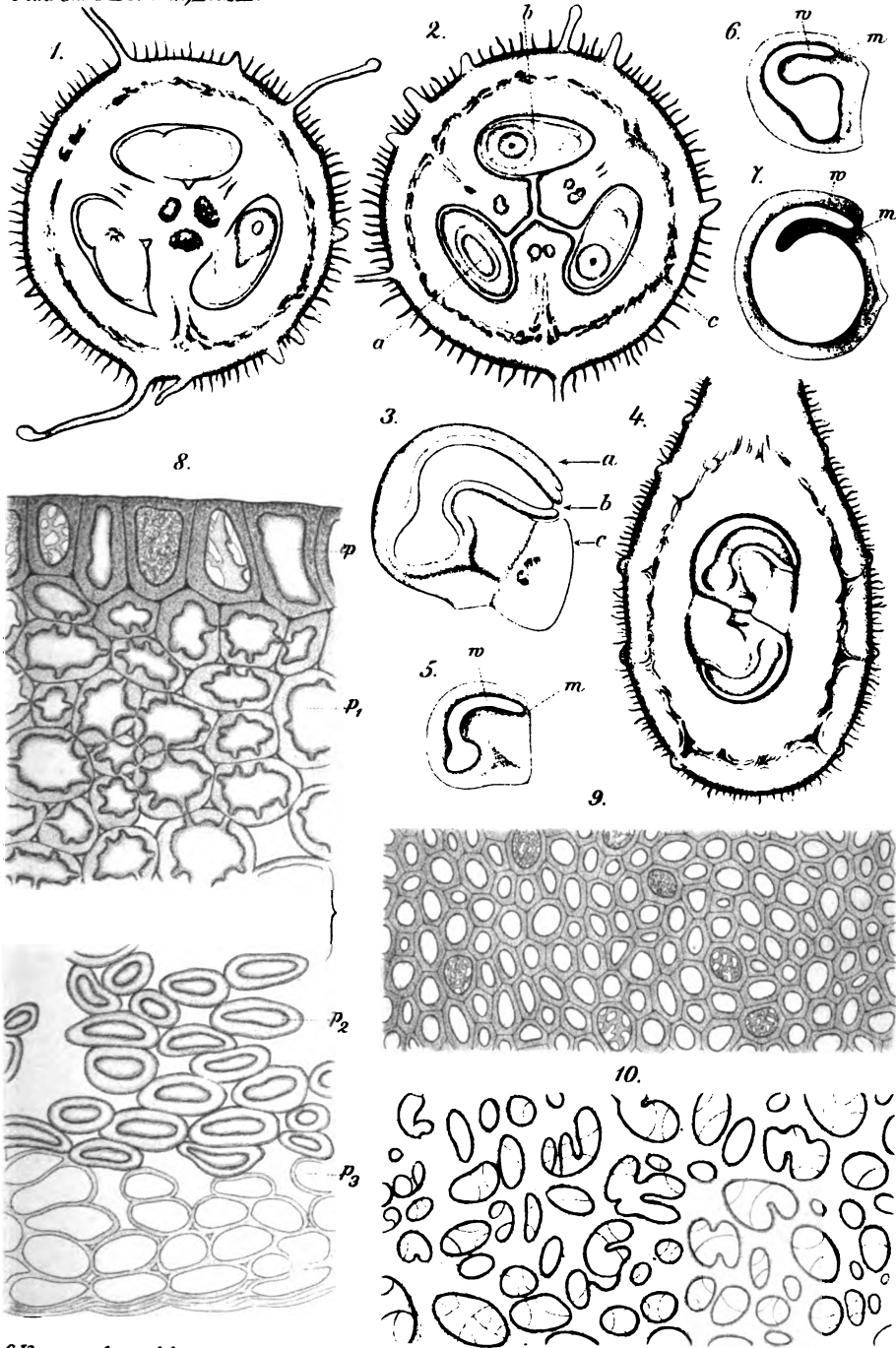




*G. Kaysers ad nat. del.*

*C. Laue lith.*



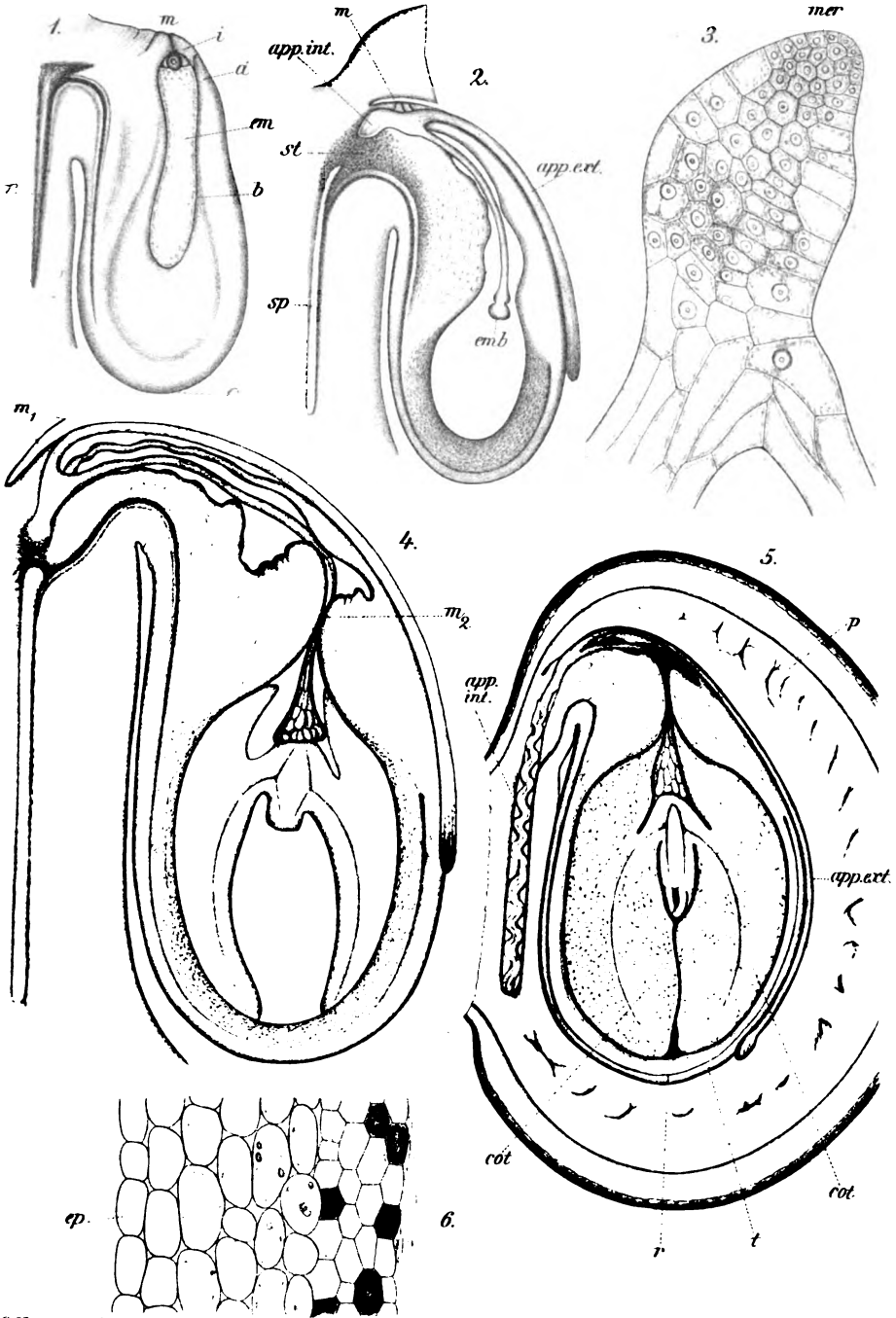


G. Kayser ad nat. del.

C. Laue lith.







G. Kayser aut. nat. del.

C. Laue lith.



Bot Lab  
Koda

## Inhalt des vorliegenden 1. Heftes, Band XXV.

	Seite
Anton Amm. Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen. Mit Tafel I und II . . . . .	1
Wilhelm Spatzler. Ueber das Auftreten und physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. Mit Tafel III . . . . .	39
Georg Kayser. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Mit Tafel IV—VII . . . . .	79

Correspondenten und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntnissnahme, dass meine gegenwärtige Adresse ist:

**Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.**

Im April 1893.

**Pringsheim.**

Im Botanischen Jahresbericht die möglichste Vollständigkeit geben zu können, richte ich an die Herren Autoren die Bitte um gefällige schleunige Zusendung ihrer Arbeiten, namentlich auch der Sonderdrucke der Zeitschriften, entweder direct an mich oder auf dem Buchhändlerwege an die Verlagsbuchhandlung der Gebrüder Bornträger in Berlin.

Dr. E. Köhne in Berlin-Friedenau.

---

Gustav Fock, Antiquariat, Leipzig

sucht und erbittet Offerten

»Pringsheim's Jahrbücher Bd. 1—10.«

---

Verlag von **GEBRÜDER BORNTRÄGER** (Ed. Eggers) in Berlin.

# Handbuch der systematischen Botanik.

Von

**Dr. Eug. Warming,**

Professor der Botanik an der Universität Kopenhagen.

Deutsche Ausgabe.

Von

**Dr. Emil Knoblauch**

in Königsberg i. Pr.

Mit einer Einleitung in die Morphologie und Biologie von Blüthe und Frucht.

---

Vom Verfasser durchgesehene und ergänzte Ausgabe.

Mit 573 Abbildungen.

XII u. 468 Seiten. gr. 8. 1890. br. M. 8,—, dauerhaft gebunden M. 9,—.

---

Wir sind beauftragt zu **verkaufen:**

**Pringsheim's Jahrbücher**

Band I—XXIV.

completes Exemplar

und sehen Angeboten entgegen.

Berlin.

**Gebrüder Borntraeger.**

---

Diesem Hefte liegt bei: 1. Ein Katalog von Max Weg in Leipzig,  
2. Ein Katalog von H. Welter in Paris.



*Bot. Lib.*  
*1893*

**JAHRBÜCHER**  
für  
**wissenschaftliche Botanik.**

---

Herausgegeben  
von  
**Dr. N. Pringsheim.**

---

**Fünfundzwanzigster Band. Zweites Heft.**  
Mit 7 lithographirten Tafeln.

---

**Berlin, 1893.**  
Verlag von Gebrüder Borntraeger  
Ed. Eggers.



# Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen.

Von

**Hermann Vöchting.**

Mit Tafel VIII—X.

---

Vor sieben Jahren veröffentlichte ich in diesen Jahrbüchern einen Aufsatz<sup>1)</sup> über den Einfluss der Schwerkraft auf die Gestaltung einer Gruppe zygomorpher Blüthen. Ein in Aussicht genommener zweiter Aufsatz sollte die Fortsetzung jener Arbeit enthalten. Der Verlauf der Untersuchung führte jedoch zu einer Erweiterung der Fragestellung; es ergab sich die Nothwendigkeit, erstens den Gestaltungs-Vorgang nicht nur der zygomorphen, sondern auch der actinomorphen Blüthen, zweitens ausser der Wirkung der Schwerkraft auch die anderer äusseren Kräfte in den Kreis der Betrachtung zu ziehen. Darin aber lag wieder die Veranlassung, dem Problem eine noch weitere Ausdehnung zu geben, und das Verhältniss zwischen vegetativem und geschlechtlichem Leben der höheren Pflanzen allgemein in's Auge zu fassen.

Indem wir die theils schon fertigen, theils noch nicht ganz vollendeten Untersuchungen weiteren Mittheilungen vorbehalten, soll im vorliegenden Aufsatze nur der Theil der Arbeit niedergelegt werden, welcher sich mit der Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung und Anlage der Blüthen befasst; besonders handelt es sich dabei um seinen Einfluss auf jene eigenthümlichen Formen, die als

---

1) Ueber Zygomorphie und deren Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVII, Berlin 1886, S. 297 ff.



kleistogamische bezeichnet werden. Die nähere Betrachtung derselben hatte zu der Vermuthung geführt, dass äussere Kräfte, hauptsächlich das Licht, bei ihrem Zustandekommen eine nicht unwesentliche Rolle spielen, eine Vermuthung, die durch mancherlei Andeutungen in der Literatur unterstützt wurde. Diesen seien zunächst einige Zeilen gewidmet.

Schon Linné<sup>1)</sup> stellte die wichtige Thatsache fest, dass spanische, nach Upsala eingeführte Pflanzen, wie *Cistus guttatus*, *Cistus salicifolius*, *Salvia verbenacea*, *Silene portensis*, es hier nicht zur Bildung offener Blüthen brachten, aber nichts desto weniger reichlich Samen ansetzten. Er erklärt diese Thatsache durch die Annahme, dass den fraglichen Pflanzen in Upsala die zum Blühen nöthige Wärme gefehlt habe. Auf derselben Ursache beruhe es, wenn *Lamium amplexicaule*, *Campanula perfoliata*, *C. hybrida* und andere Arten keine Corollen zur Entwicklung bringen. Ungenügende Temperatur habe somit, wie wir uns heute ausdrücken würden, die Kleistogamie jener Blüthen hervorgerufen.

Im Sinne Linné's lautet auch eine Angabe Gingins'<sup>2)</sup> über exotische *Viola*-Arten. Werden diese, sagt er, in unsere Gärten übertragen, so erzeugen sie bei ungenügender Temperatur oder unter sonst ungünstigen Bedingungen apetale Blüthen „à organes sexuels déformés“, die aber trotz dessen Früchte liefern.

Zu dem Erklärungsversuche Linné's macht aber schon Mohl<sup>3)</sup> die wichtige Bemerkung, dass das Vorkommen kleiner corollenloser Blüthen nur theilweise damit übereinstimmt. Bei einigen Arten, wie *Specularia perfoliata*, fällt die Entwicklung solcher Blüthen in die erste, kühlere Hälfte des Sommers, während die mit ausgebildeten Kronen versehenen später auftreten; bei anderen dagegen, wie *Viola*, *Oxalis acetosella*, findet das Umgekehrte statt: die grossen Blüthen erscheinen im Frühjahr, die apetalen im Sommer. Das Verhältniss sei somit, sagt Mohl, veränderlicher, als Linné annahm, und es bleibe erst noch durch genaue Beobachtungen und Versuche

1) Linnaeus, Car., *Amoenitates academicae*, Vol. III, Holmiae 1756, p. 396.

2) Gingins, F. de, *Mémoire sur la famille des Violacées* (*Mém. d. l. Soc. d. Phys. et d'Hist. nat. d. Genève*). Genève et Paris 1823, p. 11.

3) Mohl, H. von, Einige Beobachtungen über dimorphe Blüthen. *Botanische Zeitung*, Leipzig 1863, S. 327.

zu entscheiden, ob und inwiefern äussere Verhältnisse auf die Entwicklung oder den Mangel der Blumenkrone bestimmend einwirken.

Die, wie vorhin erwähnt, schon Linné bekannten kleistogamischen Blüthen des *Lamium amplexicaule* wurden genau beschrieben von Walz<sup>1)</sup>. Dabei machte dieser Autor die Bemerkung, dass alle Blüthen der genannten Pflanze, die er im Frühjahr 1864 gesammelt habe, kleistogamisch gewesen seien, eine Thatsache, die für die Richtigkeit der Linné'schen Erklärung spreche.

In Uebereinstimmung mit Linné äussert sich auch Axell<sup>2)</sup>, nach dem die kleistogamischen Blüthen des *Lamium amplexicaule* und der *Impatiens noli tangere* lediglich der kälteren, die gewöhnlichen offenen dagegen der wärmeren Jahreszeit angehören.

Die Angaben der eben genannten Autoren erfuhren eine nicht unwichtige Ergänzung durch Bennet<sup>3)</sup>. Nach seinen Beobachtungen bleiben die Blüthen der Pflanzen, die in England bei milder Temperatur auch im Winter blühen, um diese Zeit gewöhnlich geschlossen und erfahren Selbstbefruchtung. Im Sommer dagegen öffnen sie sich und werden dann durch Insecten bestäubt. Hierher gehören besonders *Veronica Buxbaumii*, *agrestis* und *polita*, *Lamium album* und *purpureum*, nebst einigen anderen Arten.

Auch der Anschauung Bouché's<sup>4)</sup>, eines practischen Pflanzenzüchters, sei hier gedacht. Seiner Auffassung nach hängt das „Clandestiniren“ und Verkümmern der Blüthen bei einigen Pflanzen von der ab- und zunehmenden Wärme, bei andern von der Ab- und Zunahme der Tageslänge ab. Das erstere gilt für die Blüthen der *Viola odorata* und *mirabilis*, das letztere für die der *Vinca rosea*. Diese haben an den längsten Tagen des Sommers einen Durchmesser von 0,035 m, nehmen aber von da ab, bis sie zur Zeit des kürzesten Tages nur 0,006 m messen. Umgekehrt sollen sich andere verhalten,

---

1) Walz, J., Ueber die Befruchtung in den geschlossenen Blüthen von *Lamium amplexicaule* L. und *Oryza clandestina* (Web.) A. Br. Botanische Zeitung, Leipzig 1864, S. 145.

2) Axell, S., Om Anordningarna för de fanerogama Växternas Befruktning, Stockholm 1869, p. 79 u. 80.

3) Bennet, A., On the Fertilisation of winter-flowering Plants. Nature, Vol. I, London 1870, p. 11.

4) Bouché, Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde, 20. Oct. 1874. S. Botanische Zeitung 1875, S. 122.

wie die der *Alsine media*, *Erophila verna* u. s. w. Hinsichtlich aller weiteren Angaben sei auf das Original verwiesen. Die Richtigkeit der behaupteten Thatsachen vorausgesetzt, bleibt die Frage, welche näheren Ursachen die Verkleinerung oder Vergrößerung der Blüten hervorrufen, unbeantwortet. — Beiläufig sei bemerkt, dass in den Angaben Bouché's die Anschauungen zahlreicher Practiker ihren Ausdruck finden.

Eine vorzügliche kritische Besprechung erfuhr die ganze Frage durch Ch. Darwin<sup>1)</sup>. Nach Erörterung aller einschlagenden Verhältnisse bekennt er, dass wir uns bezüglich der Ursachen der Kleistogamie in völliger Unkenntniss befinden. „We do not know whether too low or too high a temperature or the amount of light acts in a direct manner on the size of the corolla, or indirectly, through the male organs being first affected<sup>2)</sup>.“ Doch sprechen seiner Ansicht nach manche Thatsachen dafür, dass die Vergrößerung oder Verkleinerung der Blüten durch äussere Ursachen hervorgerufen wird; wenn aber einmal eingeleitet, dann könnte der Process der Verkleinerung durch natürliche Zuchtwahl fortgesetzt und gesteigert werden, bis schliesslich so vollkommen kleistogamische Formen hergestellt wären, wie wir sie heute beobachten.

Indem wir noch erwähnen, dass auch Hildebrand<sup>3)</sup> für *Lamium amplexicaule* der schon von Linné ausgesprochenen Ansicht huldigt, gelangen wir nunmehr zu der Behandlung, die H. Müller<sup>4)</sup> unserm Problem hat angedeihen lassen. Er berührt es wiederholt und in seinen verschiedenen Arbeiten, die eingehendste Erörterung aber findet sich in einem eigenen Aufsätze, mit dessen Inhalt wir uns daher besonders beschäftigen wollen. Er unterscheidet zweierlei Fälle von Kleistogamie, eine solche, die durch äussere Einflüsse

---

1) Darwin, Ch., *The different Forms of Flowers on Plants of the same species*, London 1888, p. 335 ff. (1. Aufl. 1877.)

2) l. c., p. 343.

3) Hildebrand, F., *Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen*, Leipzig 1867, S. 74.

4) Müller, H., *Das Variiren der Grösse gefärbter Blütenhüllen und seine Wirkung auf die Naturzüchtung der Blumen*. *Kosmos*, I. Jahrg., 2. Bd., Leipzig 1877—1878, S. 11 ff. u. 128 ff. Die übrigen Angaben Müller's über unsern Gegenstand finden sich in den Werken: *Befruchtung der Blumen durch Insecten*, Leipzig 1873. — *Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insecten etc.*, Leipzig 1881. U. a. a. O.

hervorgerufen wird, und eine andere, die er ausschliesslich durch Selection glaubt erklären zu müssen. Zu der ersteren gehören verschiedene Wasserpflanzen, *Ranunculus aquatilis*, *Alisma natans*, *Subularia aquatica*. Bei ihnen wurde beobachtet, dass ihre Blüthen sich an der Oberfläche des Wassers öffnen, dagegen geschlossen bleiben, wenn sie die Oberfläche nicht erreichen. Aehnlich verhalten sich viele Landpflanzen, die bei kaltem, regnerischem Wetter ihre Blüthen ebenfalls nicht öffnen und sich durch Selbstbefruchtung fortpflanzen. Offenbar bewirken in diesen Fällen die ungünstigen äusseren Bedingungen, Wasser, Temperatur-Erniedrigung und andere, das Verharren der Blüthen im Knospen-Zustande und damit die Selbstbestäubung. Auf ähnliche Ursachen glaubt er auch die Kleistogamie der Windblüthler und der von Linné zuerst beobachteten Fälle zurückführen zu können, in denen Pflanzen durch Klima-Wechsel veranlasst werden, geschlossene Blüthen statt der normalen offenen zu bilden.

Die zweite Gruppe umfasst alle Arten, die in ihrer Heimath unter normalen Verhältnissen an denselben Stöcken stets zweierlei Blüthen hervorbringen, grosse sich öffnende und kleine kleistogamische. Dieses Verhältniss kann nur dadurch entstanden sein, dass unter den ursprünglich mit einer Blüthenform versehenen Stöcken solche auftraten, die durch Variabilität zweierlei Blüthen erzeugten, grosse von Insecten besuchte und kleine, die von diesen vernachlässigt wurden. Die kleinen Blüthen werden nun allmählich die Fähigkeit, sich zu öffnen, ganz verloren haben, und so die echten kleistogamischen neben den gewöhnlichen Formen entstanden sein. Im Besonderen knüpft Müller seine Erörterungen hierüber an die Gattung *Viola*, die solche Arten aufweist, bei denen die beiderlei Blüthenformen beständig auftreten, daneben aber andere, wie *Viola biflora*, welche normal nur grosshüllige offene Blüthen besitzt, unter ungünstigen Lebensbedingungen aber nur kleistogamische hervorbringt. Müller ist zu der Annahme geneigt, dass unsere heutigen *Viola*-Arten von Stammeltern abzuleiten seien, die schon die beiderlei Blüthen besessen haben, eine Eigenthümlichkeit, die sich bei den einen Arten erhalten habe, bei andern verloren gegangen sei, hier unter besonderen Umständen aber wieder zum Vorschein kommen könne.

Soviel über die Anschauungen H. Müller's.

Hier scheint der geeignete Ort zu sein, auf eine Vorschrift der practischen Pflanzenzüchter hinzuweisen. Sie besteht darin, dass man ein Object, um es zum reichlichen Blühen zu veranlassen, sehr sonnig stellen und nicht mit zu reichlicher Nahrung versehen solle; und dass man, um umgekehrt starkes vegetatives Wachsthum, aber geringe geschlechtliche Thätigkeit zu bewirken, schattigen Platz und reiche Nahrung geben solle. Diese mir aus der eigenen Praxis wohl bekannte Regel bildete eine der Anregungen, die die vorliegende Arbeit veranlassten.

Die eben angegebene Vorschrift der Züchter hat kürzlich einen wissenschaftlichen Ausdruck durch Kerner<sup>1)</sup> gefunden. Auch nach seiner Anschauung befördert helle Beleuchtung die Bildung von Blüthen und Früchten, Beschattung dagegen die Erzeugung von Laubsprossen und Ausläufern, hemmt aber die der Blüthen. Als Stütze für diese Ansicht werden Beobachtungen angeführt, die im Freien an Pflanzen des *Epilobium angustifolium* gemacht wurden. An andern Orte spricht sich Kerner dahin aus, dass man kaum irren dürfte, „wenn man die Sonnenstrahlen als Anregungsmittel zur Anlegung von Blüthenknospen und insofern von geschlechtlichen Generationen ansieht.“ An einem dritten Orte endlich werden die Unterschiede beschrieben, die eine im Warmhause gezogene Pflanze von *Saxifraga controversa* im Vergleich zu den im Freien gewachsenen darbot, Unterschiede, die sich sowohl auf die vegetativen, als auf die Blüthen-Theile erstreckten. Die sämtlichen hier beobachteten Verschiedenheiten führt Kerner unbedenklich auf ungleiche Beleuchtung zurück, ohne freilich den Beweis für seine Ansicht zu erbringen.

In nahem Zusammenhange mit den bisher berührten Fragen steht eine andere, die allein exacte experimentelle Behandlung erfahren hat. Diese Frage betrifft die Abhängigkeit der Blüthenbildung von der Assimilations-Thätigkeit der Laubblätter, ferner die Wirkung des Lichtes auf die Blüthenfarben.

---

1) Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben II, Leipzig und Wien 1891, S. 448 ff., 478 ff. Das an anregenden Betrachtungen reiche Buch erschien, als meine Versuche schon geraume Zeit fortgeführt waren.

Nachdem schon im vorigen Jahrhundert Meese und Senebier<sup>1)</sup> gezeigt, dass die Blüthen einiger Pflanzen, wie *Hyacinthus*, *Tulipa*, sich auch im Dunkeln sowohl in Bezug auf Form als Farbe völlig normal gestalten können, und später de Candolle<sup>2)</sup> diese Thatsache mit der vorausgegangenen Assimilations-Thätigkeit der Laubblätter bestimmt in Zusammenhang gebracht hatte: wurde das zwischen Blättern und Blüthen bestehende Verhältniss in neuerer Zeit von Sachs einer eingehenden Untersuchung unterworfen. In einem ersten Aufsätze<sup>3)</sup> bestätigte und erweiterte er die schon von Senebier beobachteten Thatsachen. Er unterschied zwei Klassen von Blüthen, solche, die sich normal gestalten und färben, ohne dass die Knospen vorher dem Einflusse des Lichtes ausgesetzt zu sein brauchen, wie *Tulipa Gesneriana*, *Iris pumila*, *Crocus vernus*, *Hyacinthus orientalis*, und solche, die sich nur dann im Finstern entfalten können, wenn sie vorher einen grossen Theil ihres Wachstums unter der Wirkung des Tageslichtes vollendet haben. Hierher gehören *Brassica napus*, *Tropaeolum majus*, *Cheiranthus Cheiri* u. a.

Eine zweite Arbeit<sup>4)</sup> brachte sodann den experimentellen Beweis, dass bei den Pflanzen der zweiten Klasse das Licht auf die Blüthenbildung nur indirect wirkt, dass diese auch im Dunkeln normal vor sich gehen kann, wenn nur die grünen Theile der Pflanzen dem Lichte ausgesetzt sind. Die Versuche lehren, dass, wenn die zur Blüthen-erzeugung nöthige Nahrung von den Blättern geliefert wird, die Gestaltungs-Prozesse selbst vom Licht unabhängig verlaufen können. Nur *Linum usitatissimum* macht eine Ausnahme; seine Blüthenknospen entwickeln sich im Dunkeln sehr wenig und scheinen demnach in ihrer Entwicklung vom Licht direct beeinflusst zu werden.

In einer letzten Untersuchung endlich sucht Sachs<sup>5)</sup> zu be-

1) Senebier, J., *Mémoires physico-chimiques*, T. II, Genève 1782, p. 99 ff. S. auch T. III, p. 103.

2) De Candolle, A.-P., *Physiologie végétale*, Paris 1832, T. III, p. 1080 ff.

3) Sachs, J., Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. *Botanische Zeitung*, Leipzig 1863, Beilage S. 17 ff.

4) Sachs, J., Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. *Botanische Zeitung* 1865, S. 117 ff.

5) Sachs, J., Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf Blüthenbildung. *Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg*, Bd. III, Leipzig 1888, S. 372 ff. Vergl. hiermit auch: de Candolle, C., *Étude de l'action des rayons ultra-violetts sur la formation des fleurs*. *Archives d. Sciences phys. et natur. Trois. pér.*, t. XXVIII, Genève 1892, p. 265.

weisen, dass die Blütenbildung des *Tropaeolum majus* von der Wirkung der ultravioletten Strahlen abhängig sei. Wir werden Gelegenheit haben, auf diesen Punkt in unserer Arbeit zurückzukommen.

Auffallender Weise ist Sachs in keiner seiner Arbeiten auf die früher erörterten Anschauungen und Forderungen der Biologen eingegangen.

Im Anschluss an seine Untersuchungen ist einer Arbeit Askenasy's<sup>1)</sup> zu gedenken, in der die von Sachs gewonnenen Ergebnisse theils bestätigt, theils dahin berichtigt werden, dass bei manchen Pflanzen die Blüten im Dunkeln wohl normale Gestalt, nicht aber normale Färbung annehmen. Zur Erzeugung der letzteren bedarf es des vollen Tageslichtes, ein Umstand, der auch schon aus den Beobachtungen Senebier's hervorging.

Endlich sei noch erwähnt, dass Möbius<sup>2)</sup> kürzlich eine interessante Uebersicht aller der Umstände gegeben hat, die, soweit bis jetzt bekannt, das Blühen der Pflanzen befördern oder hemmen; und dass dabei auch der Einfluss des Lichtes in eingehender Weise berücksichtigt worden ist.

Damit wenden wir uns zu unserer eigenen Untersuchung, die in zwei Theile zerfällt. Der erste beschäftigt sich mit dem Einfluss verschiedener Helligkeitsgrade auf den Gestaltungsvorgang der Blüthe, der zweite mit der Wirkung, welche die Unterdrückung der Blütenbildung auf das vegetative Leben der Pflanze äussert. Es empfiehlt sich, diese beiden Theile auch im Texte getrennt zu behandeln.

## I.

Aus unserer literarischen Uebersicht geht hervor, dass die Frage der Biologen in den bisher ausgeführten experimentellen Arbeiten keine Beantwortung findet. Offenbar bedarf es hierzu einer besonderen Untersuchungsmethode. Es handelt sich darum, ganze Pflanzen

---

1) Askenasy, E., Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Farbe der Blüten. Botanische Zeitung 1876, S. 1 ff.

2) Möbius, M., Welche Umstände befördern und welche hemmen das Blühen der Pflanzen? Mededeelingen van het Proefstation „Midden Java“ te Klaten, Semarang 1892, S. 9 ff.

verschiedenen Beleuchtungsgraden auszusetzen, vor allem die Wirkung geschwächten Lichtes festzustellen. Wie sich im Folgenden zeigen wird, führt die Anwendung dieses Verfahrens zu überraschenden Ergebnissen.

Die Ansführung der Versuche war überaus einfach. Die Töpfe mit den Pflanzen wurden in Zimmern des Tübinger botanischen Instituts aufgestellt, die nach Ost-Nord-Ost gerichtet sind<sup>1)</sup> und nur früh Morgens bis spätestens 9 Uhr von der Sonne beleuchtet werden. Die Wände der Zimmer haben hellen Anstrich. Durch Aufstellung der Pflanzen in verschiedenen Entfernungen vom Fenster wurden die Helligkeitsgrade geregelt. Die Fenster wurden Nachts geschlossen, am Tage jedoch von Morgens 6 Uhr bis Abends 9 Uhr, wenigstens mit einem Flügel, geöffnet. Die Zusammensetzung der Luft, besonders in Bezug auf Wasserdampfgehalt, wich unter diesen Umständen nur wenig von der der Atmosphäre im Freien ab. Die Beleuchtung war unter den angegebenen Bedingungen einseitig, und die Helligkeit nahm vom Fenster aus rasch ab. Was diesen Gegenstand anlangt, so sei auf die Arbeit Detlefsen's<sup>2)</sup> verwiesen. Versuche, die wirkende Lichtmenge direct zu bestimmen, wurden nicht angestellt. Die solchen Bemühungen im Wege stehenden Schwierigkeiten sind wegen der langen Dauer der Versuche und der Ungleichheit der Witterungsverhältnisse so gross, dass darauf einstweilen verzichtet werden musste.

Da es sich bei unsern Versuchen um Gestaltungsverhältnisse handelt, so ist die Besprechung der einzelnen verwandten Arten nicht zu umgehen.

## A. Zygomorphe Formen.

### *Mimulus Tilengi* Rgl.<sup>3)</sup>.

Unter den zahlreichen in dieser Arbeit untersuchten Arten erwies sich diese als ein besonders werthvolles Versuchs-Object.

1) Sie werden im Folgenden der Kürze halber als Ostzimmer bezeichnet werden.

2) Detlefsen, E., Ueber die Abnahme der Helligkeit im Innern eines Zimmers. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg etc., Bd. III, Leipzig 1888, S. 88.

3) Ueber den Ursprung und die Beschreibung dieser Art vergl. Regel, E., Gartenflora 1869, S. 321 und 1870, S. 290.



Die normale Form der Blüthe ist in den Fig. 3 u. 10, Taf. VIII wiedergegeben. Sowohl in der Grösse als der Färbung finden sich jedoch unter den einzelnen Individuen mancherlei kleine Verschiedenheiten. Um bestimmte Maasse zu haben, wurden der grösste Median- und der Längendurchmesser der Blüthe bestimmt, jener vom Ende eines Zipfels der Oberlippe bis zum Ende des entsprechenden Zipfels der Unterlippe, dieser vom Kelchansatz bis zum äussersten Punkte des gleich auf den Schlund folgenden stark gewölbten, behaarten Theiles der Unterlippe gemessen. An 20 Blüthen betrug der Längendurchmesser im Mittel 27,8 mm; die kürzeste maass 25,5, die längste 32,5 mm. Als Median-Durchmesser ergab sich dagegen im Mittel 29,1 mm; die grösste Blüthe hatte 33 mm, die kleinste 25 mm. Der mittlere Median-Durchmesser überragt die mittlere Länge der Blüthe sonach um 1,3 mm; doch kommt es in einzelnen Fällen auch vor, dass umgekehrt der Längendurchmesser den medianen um ein Geringes übertrifft. — An dem Median-Durchmesser sind die obere und untere Lippe in einem Verhältnisse betheiligt, das sich annähernd durch die Zahlen 11 : 19 ausdrücken lässt.

Je nach der Stärke der Pflanze wird ein einfacher oder verzweigter Blütenstand erzeugt, und ist die Zahl der Blüthen wechselnd gross; sie kann 20—40, aber auch 50 und noch mehr betragen.

Aus den zahlreichen, während zweier Sommer ausgeführten Versuchsreihen soll hier eine charakteristische näher beschrieben werden.

1. Drei Töpfe werden unmittelbar vor das Fenster des Ostzimmers, auf das äussere Gesims gestellt. Hier haben die Pflanzen bis etwa 9 Uhr directes Sonnenlicht, von da an Schatten.

Unter diesen Bedingungen lassen die Objecte keine sichtbaren Unterschiede von den unter normalen Verhältnissen lebenden erkennen. Die Blütenstände entwickeln ihre sämmtlichen Blüthen, und diese haben normale Grösse und Gestalt.

2. Die Pflanzen erhalten ihren Platz im Zimmer unmittelbar am Fenster. Hierbei sind zwei Fälle zu unterscheiden.

a) Zwei Objecte, von denen eines die zwei, das andere die drei ersten Blüthen entfaltet hat, werden auf der linken Seite des Fensters aufgestellt, empfangen früh bis 6 Uhr Beleuchtung durch die Scheiben, von da an bis etwa 8 $\frac{1}{2}$  Uhr schräg einfallende directe Strahlen. — In diesem Falle sind die Störungen gering, die

Blüthen erhalten meist normale Grösse und Form, nur vereinzelt treten kleinere Gestalten auf.

b) Zwei Pflanzen, an denen je die zwei ersten Blüten sich geöffnet haben, nehmen die rechte Seite des Fensters ein, auf der sie, von der Wand beschattet, vom Sonnenlicht nicht getroffen werden. Unter diesen Bedingungen tritt rasch eine Abnahme der Blüthengrösse ein; ihr Median-Durchmesser sinkt auf 25 und selbst auf 22 mm, der Längen-Durchmesser auf 25—21 mm. In der Folge aber nimmt die Grösse der Blüten wieder zu, bis ganz oder beinahe normale Gestalt erreicht ist. Erst gegen den Schluss der Blüthezeit kommen wieder kleinere Blüten vor.

Hierzu ist jedoch zu bemerken, dass sich die Stöcke nicht immer als gleich empfindlich erweisen, und dass in anderen Versuchsreihen Individuen vorkamen, die an dem angegebenen Platze Blüten erzeugten, welche in Grösse und Gestalt von den normalen nicht abwichen.

Die eben beschriebene, nach der beim Beginn des Versuches rasch erfolgenden Abnahme der Blüthengrösse später eintretende Wiederzunahme derselben darf als Anpassung der Pflanzen an die neuen Lebensbedingungen betrachtet werden, deren störender Einfluss sich anfänglich geltend macht, später aber mehr oder weniger überwunden wird. Diese Erscheinung wurde bei unserer Pflanze sehr häufig, ausserdem aber auch bei anderen Arten oft beobachtet.

3. Entfernung der Pflanze vom Fenster 40 cm. Der Blütenstand hat beim Beginn des Versuches seine zwei ersten Blüten eben entfaltet. Von den sich nun öffnenden erlangen vier noch normale Gestalt und Grösse, die folgenden aber werden immer kleiner; an der zehnten verlässt die Krone zwar noch den Kelch, bleibt aber sehr klein und ist abnorm gestaltet. Die nun zunächst sich anschliessenden Knospen gehen in frühem Entwicklungs-Stadium zu Grunde. — Erst spät, nachdem sich die Hauptachse der Pflanze von 68 cm Höhe, die sie zu Beginn des Versuches besass, auf 95 cm verlängert hat, gelangen noch vier kleine Blüten zur Entwicklung, die darauf folgenden aber sterben sämmtlich ab. Im Bereich des Blütenstandes erzeugt die Achse reichlich horizontale und hängende vegetative Sprosse, eine Erscheinung, die später noch genauer erörtert werden wird.

4. Entfernung der Pflanze vom Fenster 60 cm. Die zwei ersten Blüthen sind fast verblüht, die beiden folgenden in der Entfaltung begriffen.

Es öffnen sich nach und nach acht weitere Blüthen, die von der vierten an kleiner werden und mattere Farbe aufweisen als die normalen. Der mediane Durchmesser der letzten zwei Blüthen beträgt 25 und 23 mm, der Längen - Durchmesser 25 und 21 mm. Dann folgen drei Paar Knospen, die früh vertrocknen und auf diese wieder fünf sich entfaltende kleinere Blüthen. Die drei ersten von diesen haben einen medianen Durchmesser von 19—17 und einen Längendurchmesser von 18—15,5 mm; die zwei letzten 16 mm im medianen, und 15 und 16 mm im longitudinalen Durchmesser. Die sich an diese Blüthen schliessenden zahlreichen Knospen verkümmern sämmtlich.

Auch diese Pflanze bringt in der Blüthen-Region reichlich hängende und horizontale Laubsprosse hervor.

5. Entfernung der Pflanze vom Fenster 1 m. Die beiden ersten Blüthen sind verblüht, die zwei folgenden öffnen sich eben.

Allmählich entfalten sich zunächst acht Blüthen, deren Grösse nur wenig abnimmt; bei den darauf folgenden fünf aber erfolgt rasche Verkleinerung und abnormale Gestaltung. Die letzte dieser Blüthen hat einen Längendurchmesser von 17 und einen medianen von 16 mm. Hierauf tritt noch einmal eine geringe Vergrösserung ein, die bei zwölf Blüthen erhalten bleibt. An diese schliessen sich noch einige ganz verkümmerte Knospen, mit denen die Achse ihre Thätigkeit einstellt.

Auch diese Pflanze hatte sich also in gewissem Grade den äusseren Bedingungen angepasst.

6. Pflanzen vom Fenster 1,5 m entfernt. Verblüht sind sechs Blüthen, geöffnet zwei.

Nach und nach entfalten sich noch zwölf Blüthen, die allmählich kleiner werden und deren letzte die Hälfte der normalen Grösse besitzt. Die Krone der 13. Blüthe verlässt den Kelch nicht völlig mehr und die folgenden Knospen gehen sämmtlich in frühem Entwicklungs-Stadium zu Grunde.

Das vegetative Wachsthum dieser Pflanze ist sehr ergiebig, sowohl in der Blüthen-Region, als unter derselben.

7. Entfernung der Pflanze vom Fenster 2 m. Verblüht sind sechs Blüten, die zwei folgenden geöffnet. Unterhalb der ältesten Blüten stehen zwei kurze Seitenblütenstände.

An der Hauptachse entwickeln sich zwölf Blüten, deren letzte 20 mm im medianen und 21 mm im Längen-Durchmesser besitzt. Alle weiteren Knospen dieser Achse sterben unentwickelt ab. Dagegen verlängert sich der eine Seitenblütenstand so weit, dass er drei Blüten zur Entfaltung bringt, deren medianer Durchmesser 20—19 mm beträgt, während der longitudinale in allen drei Fällen 19 mm misst.

8. Topf 2,15 m vom Fenster entfernt. Es sind drei Blütenstände vorhanden: am ersten ist eben die älteste Blüte entfaltet; am zweiten sind zwei verblühte und zwei offene Blüten vorhanden; der dritte hat vier verblühte und zwei sich eben entfaltende Blüten.

Am ersten Blütenstande gelangen ausser den schon offenen noch vier Blüten zur Entfaltung, deren ältere bei einem Längen-Durchmesser von 25 mm einen medianen von 27 mm besitzen, während die folgenden im Längen- und Median-Durchmesser nur 21 mm haben. Alle übrigen Blütenanlagen gehen als Knospen zu Grunde.

Der zweite Blütenstand bringt ausser den schon geöffneten noch eine Blüte zur Entfaltung, die aber nur 18 mm Längen- und 17,5 mm Median-Durchmesser hat. Die Krone der sechsten Blüte tritt noch eben aus dem Kelche hervor, bleibt aber dann in der Entwicklung stehen. Alle folgenden sterben im Knospenalter ab.

Am dritten Blütenstande entfalten sich ausser den schon geöffneten keine weiteren Blüten.

Das vegetative Wachsthum des Stockes ist gering. Dass er unter den ungünstigen Lebensbedingungen auch sonst geschwächt worden, geht noch aus einem anderen Umstande hervor. Pilze, denen die Pflanze im Freien grossen Widerstand leistet, beginnen jetzt wahrhaft zu wuchern und führen den raschen Verfall der älteren Blätter herbei.

9. Entfernung der Pflanze vom Fenster 3 m. Wie im vorigen, so sind auch in diesem Falle drei Blütenstände vorhanden. Am ältesten sind drei Blüten offen, neun verblüht; am zweiten zwei geöffnet, acht verblüht; am dritten ist die erste Blüte in der Entfaltung begriffen.

Am ersten Blütenstande öffnen sich noch zwei weitere Blüten, deren ältere einen Längen-Durchmesser von 21, einen medianen von

19,5 mm hat, indes die jüngere einen Längen-Durchmesser von 18 und einen medianen von 15 mm besitzt.

Am zweiten Blütenstande öffnet sich noch eine Blüthe, die 20 mm Längen- und 18,5 mm Median-Durchmesser erlangt.

Der dritte Blütenstand endlich bringt nur die schon beim Beginn des Versuches im Öffnen begriffene Blüthe zur Entfaltung. Die folgende lässt nur den Griffel aus dem Kelch hervortreten, nicht aber die Krone.

Alle weiteren schon früher vorhandenen und während der Versuchsdauer neugebildeten Knospen aller drei Blütenstände sterben rasch ab. Das vegetative Wachsthum wie im vorigen Versuch.

Soviel aus dieser Versuchsreihe. In unseren Angaben sind wesentlich nur die Blüten berücksichtigt, die übrigen Verhältnisse dagegen, besonders die Maasse der vegetativen Glieder, um die Ermüdung des Lesers zu vermeiden, nicht angeführt, obwohl auch sie in den Versuchsnotizen bestimmt waren.

Reihen von Versuchen, wie die eben beschriebene, wurden, wie erwähnt, während zweier Sommer wiederholt ausgeführt, ausserdem noch zahlreiche einzelne Experimente zu besonderen Zwecken. Da jene Reihen in der Hauptsache stets gleiche Ergebnisse lieferten, so dürfen wir auf deren Beschreibung verzichten. Aus den einzelnen Versuchen dagegen sei hier noch wenig angeführt.

Pflanzen, die eben mit Blühen begonnen hatten, wurden am Südwestfenster aufgestellt, wo sie mindestens von Morgens 10 Uhr an directe Sonnenbeleuchtung erfuhren. Die einen standen am offenen Fenster, d. h. einem solchen, das bei Tage geöffnet, Nachts von 9 bis Morgens 6 Uhr geschlossen war. Die anderen erhielten ihren Platz in demselben Zimmer, aber am geschlossenen Fenster, dessen Scheiben durch öfteres Putzen rein gehalten wurden.

Der Unterschied in der Entwicklung der Pflanzen an den beiden Orten war bemerkenswerth. Am ersteren erschienen die Blüten in normaler Zahl und gestalteten sich in normaler Weise; auch sonst liessen die Objecte keine Aenderungen im Wachsthum erkennen. Anders die an dem geschlossenen Fenster aufgestellten. Auch an ihnen entfalteten sich zwar meist die sämtlichen Blüten der Achse, aber sie erreichten nicht die normale Grösse. Neben Blüten, die 24 mm im medianen und 25 — 24 mm im Längen-Durchmesser besaßen, wurden solche beobachtet, die nur

einen medianen Durchmesser von 18 mm bei einem longitudinalen von 19 mm erreichten. Im einen Falle entstanden in der Region des Blütenstandes vegetative Sprosse, während deren Bildung im andern unterblieb.

Aus dem Angeführten geht hervor, dass die Beleuchtung, welche den Pflanzen durch das geschlossene Fenster zu Theil wird, auch dann nicht genügt, wenn von Morgens spätestens 10 Uhr an das directe Sonnenlicht durch die Scheiben einwirkt; dass aber schon die Aufstellung während des Tages am offenen Fenster ausreicht, um ihre normale Entwicklung zu sichern.

Indem wir auf die Beschreibung weiterer Einzelheiten verzichten, fassen wir das Ergebniss unserer sämtlichen ausgeführten Versuche in folgender Weise zusammen.

Setzt man Individuen unserer Pflanze, nachdem die Blütenstände unter normalen Verhältnissen angelegt worden, Beleuchtungen von verschiedener Intensität aus, so nimmt die Zahl der sich entfaltenden Blüten im allgemeinen proportional der Beleuchtung ab. Ebenso nimmt die Grösse der Blüten ab und zwar vermuthlich in demselben Verhältnisse. Mit der Abnahme der Grösse stellen sich Abnormitäten in der Gestaltung ein, die aber noch einer genaueren Betrachtung zu unterwerfen sind.

Dies die allgemeine Regel. Die Beobachtung der einzelnen Individuen lehrt jedoch manche Besonderheiten kennen, vor allem zeigen die Stöcke gegenüber dem Lichteinfluss eine nicht unbeträchtliche Verschiedenheit. So weist das eine im Schatten unmittelbar am Fenster schon Störungen in Blütenzahl und -Grösse auf, die das andere kaum in 40 cm Entfernung erkennen lässt. Und was von der Blüthe, das gilt auch vom vegetativen Wachsthum. So bildet der eine Stock schon im Schatten dicht am Fenster in der Blüten-Region reichlich vegetative Sprosse, während der andere sie erst bei 30 cm Entfernung anlegt. Der eine erzeugt noch in 2 m Entfernung verhältnissmässig kräftige Triebe, indess der andere im Wachsthum beinahe still steht.

Zwei Dinge, die bisher nur kurz erwähnt wurden, bedürfen noch einer näheren Besprechung: die Formänderung der Blüthe und das Auftreten vegetativer Sprosse in der Region des Blütenstandes. Nur der erste Gegenstand ist hier zu behandeln; bezüglich des zweiten sei auf den zweiten Theil der Arbeit verwiesen.

Wie früher gezeigt wurde, nimmt bei verringerter Beleuchtung die Grösse der Blüthen allmählich ab. Dabei beobachtet man, dass, so lange die Verkleinerung nicht über ein bestimmtes Maass hinaus-schreitet, die Gestalt der Blüthe, das Verhältniss zwischen ihren einzelnen Theilen, im Wesentlichen normal bleibt; dass dies aber nicht mehr gilt, sobald jenes Maass abwärts überschritten wird. So finde ich, um einige Zahlen anzuführen, an Blüthen mit Median-Durchmessern von 23, 22, 22, 21, 20 mm die entsprechenden Längen-Durchmesser von 23, 19, 19, 18,5, 18 mm. Die beiden Durchmesser stehen also in einem Verhältniss, das von dem normalen nur wenig abweicht. Bei drei Blüthen dagegen, die einen Median-Durchmesser von 17, 16, 14,5 mm haben, ist ein Längen-Durchmesser von 18, 18, 15,5 vorhanden. Hier überragt der Längenden Median-Durchmesser, und es kann als allgemeine Regel ausgesprochen werden, dass das normale Verhältniss zwischen den beiden Durchmessern zu Gunsten des longitudinalen verschoben wird, sobald die Blüthengrösse unter ein gewisses, durch die eben gegebenen Zahlen annähernd bestimmtes, Maass abnimmt. Allerdings gilt diese Regel nicht streng. So beobachtete ich eine Blüthe mit einem medianen Durchmesser von 16 mm und einem longitudinalen von nur 12,5 mm; ja einmal eine solche mit 12 mm im medianen und 10 mm im Längendurchmesser. Derartige Fälle aber sind selten, und es gilt im allgemeinen die eben ausgesprochene Regel.

In den kleinen Blüthen tritt weiter eine Aenderung in dem Verhältniss zwischen Ober- und Unterlippe ein. Bis zu einem gewissen Grade von Kleinheit bleibt es noch ungefähr normal, dann aber findet eine relativ raschere Abnahme der Oberlippe statt. Der Regel nach tritt diese sicher ein, wenn der Längen-Durchmesser auf 12—10 mm gesunken ist. Es kann zwar vorkommen, dass selbst bei dieser Grösse noch ein annähernd normales Verhältniss zwischen den beiden Lippen besteht, allein diese Beispiele kommen selten vor. Umgekehrt aber stellt sich das Missverhältniss zwischen den beiden Theilen häufig schon ein, wenn die eben bezeichnete Grösse noch nicht einmal erreicht ist. — Bei noch weiterer Abnahme schwindet die Oberlippe mehr und mehr, bis sie schliesslich gar nicht mehr aus dem Kelch hervortritt. Zwar verkleinert sich auch die untere Lippe, aber minder schnell. Wenn von der oberen die beiden Lappen nur noch eben aus dem Kelche hervortreten, hat sie

noch 8—6 mm Länge (Taf. VIII, Fig. 7). Man kann das Kleinerwerden der beiden Lippen in allen Stadien beobachten (Taf. VIII, Fig. 8, 7, 2 u. 4). Schliesslich tritt auch die untere nur wenig oder gar nicht hervor. Merkwürdiger Weise aber erlangt dann der Griffel häufig noch eine solche Länge, dass er weit vorragt, obwohl auch er im Vergleich zur normalen Grösse bedeutende Verkürzung erfährt (Taf. VIII, Fig. 4). Die Staubblätter dagegen bleiben klein und in der Krone eingeschlossen, erzeugen aber noch Pollenkörner, die in der Hauptsache normale Gestalt besitzen. Es sei hinzugefügt, dass Bestäubungen der Narben solcher verkümmerten Formen durch Pollen von normalen Blüten keinen Erfolg hatten.

Nachdrücklich sei betont, dass niemals das umgekehrte Verhältniss zwischen den beiden Lippen gesehen wurde, in keinem der während mehrerer Jahre beobachteten zahlreichen Fälle nahm die untere Lippe rascher ab, als die obere.

Wie in dem Verhältnisse der oberen und unteren Hälfte der Blüthe, so lässt sich auch in der Gestaltung der Unterlippe bei der Grössenabnahme der Blüthe eine gewisse Folge erkennen. So lange die beiden Lippen der verkleinerten Blüthe noch ganz oder annähernd normales Verhältniss einhalten, stehen auch die drei Lappen der Unterlippe zu dem vor dem Schlunde gelegenen, gewölbten, behaarten Theile in ziemlich constantem Verhältnisse (vergl. die Fig. 3, 10, 5 u. 1 auf Taf. VIII). Dieses verändert sich aber, sobald die Blüten noch kleiner werden. Dann nehmen die Lappen rascher an Umfang ab, als jener gewölbte Theil; häufig treten sie dabei auch stärker zurück, als in der normalen Blüthe, so dass sehr auffallende Gestalten entstehen (Taf. VIII, Fig. 7 u. 2).

Die eben mitgetheilten Thatsachen, das relativ rasche Schwinden der Oberlippe, deuten darauf hin, dass in dem Wachsthum der beiden Lippen kein correlatives Verhältniss besteht. Wäre ein solches vorhanden, so würden sie wahrscheinlich gleichmässige Abnahme erfahren. Dagegen besteht Correlation offenbar zwischen der rechten und linken Hälfte der Blüthe, denn diese verhalten sich in der Hauptsache stets gleichartig.

Hinsichtlich alles Weiteren wolle man den zweiten Theil der Arbeit vergleichen.



*Linaria spuria* Mill.

Diese Art erzeugt zweierlei Blüthen, die gewöhnlichen offenen und solche, die mehr oder minder kleistogamisch ausgebildet sind.

Die Gestalt der gewöhnlichen chasmogamen Blüthen darf als bekannt vorausgesetzt werden (Taf. VIII, Fig. 15 u. 11). Ihre Bestäubungs-Einrichtung wurde, soweit mir bekannt, zuerst von Kirchner<sup>1)</sup> beschrieben. Er beobachtete, dass die zwei unteren längeren Staubblätter sich in ihrem apicalen Theile bogig aufwärts krümmen, während die zwei oberen gerade bleiben. Die vier Antheren sind verklebt und besitzen auf ihren Innenseiten Büschel von Sammelhaaren. Sie öffnen sich nach der nahe gelegenen homogamen Narbe hin, so dass Selbstbestäubung erfolgen muss. Kirchner lässt dahingestellt, ob Kreuzung durch Insecten vorkomme, bemerkt aber ausdrücklich, dass er deren Besuch niemals wahrgenommen habe. Diesen Beobachtungen Kirchner's habe ich nur zuzufügen, dass in den von mir darauf untersuchten Blüthen auch die kürzeren Staubblätter über die Narbe hingekrümmt waren. Ferner beobachtete ich in einem Falle, dass die Pollenkörner aus der Anthere Schläuche nach der Narbe gesandt hatten, in ähnlicher Weise, wie sie einst Mohl<sup>2)</sup> für *Viola* feststellte. In anderen Blüthen war dagegen von dieser Erscheinung nichts zu sehen. Auch mir war es nicht möglich, Insecten-Besuche wahrzunehmen, obwohl ich die Pflanzen im Freien an einer Reihe heller, sonniger Nachmittage stundenlang beobachtete. Auf Grund dessen gelange auch ich zu der Annahme, dass Kreuzung durch Insecten bei dieser Pflanze, wenn überhaupt, dann jedenfalls nur ausnahmsweise vorkomme.

Hiermit in nahem Zusammenhange steht eine andere merkwürdige Thatsache. Es ist bekannt, dass die zygomorphen Blüthen in ihrer Stellung zum Erd-Radius grosse Beständigkeit zeigen. Von dieser Regel macht unsere Art insofern eine Ausnahme, als zwar die Mehrzahl ihrer Blüthen ebenfalls normale, eine keineswegs unbeträchtliche Minderzahl aber beliebig abweichende Lagen einnimmt. In den Fig. 18 u. 24, Taf. VIII sind zwei solcher Stellungen an-

1) Kirchner, O., Neue Beobachtungen über die Bestäubungs-Einrichtungen einheimischer Pflanzen. Progr. z. 68. Jahresfeier der K. W. landw. Akad. Hohenheim, Stuttgart 1886, S. 54.

2) Mohl, H. v., Botanische Zeitung 1863, S. 323 ff.

gegeben; auch die Krone in Fig. 12 zeigt eine häufig wahrgenommene Orientirung.

Soweit mir bekannt, sind derartige Erscheinungen bisher an zygomorphen Blüten niemals beobachtet worden. Bedenkt man, dass die normale Lage der Blüten für die Bestäubung durch Insecten von hoher Bedeutung ist, so ergibt sich mit einiger Sicherheit der Schluss, dass die Blüten der *Linaria spuria* die ursprünglich jedenfalls vorhandene Fremdbestäubung durch Insecten verloren haben und zur Selbstbestäubung übergegangen seien, wobei ja nicht ausgeschlossen ist, dass gelegentlich Kreuzung vorkommt.

Mit der zunehmenden Selbstbestäubung hängt wahrscheinlich noch eine andere Thatsache zusammen: das relativ häufige Auftreten von Pelorien. Seit Stehelin<sup>1)</sup> diese seltsamen Blütengestalten bei unserer Art beobachtet, sind sie wiederholt beschrieben worden. Ich selbst habe ein ziemlich reiches Material darüber gesammelt, das aber, weil zu dem hier behandelten Gegenstande nicht in unmittelbarer Beziehung stehend, in eigener Arbeit mitgetheilt werden soll. Hier sei nur hervorgehoben, dass Pelorien aller Formen von der regelmässigen bis zur annähernd zygomorphen beobachtet wurden, ein Umstand, der vermuthlich ebenfalls auf den Verlust der Fremdbestäubung zurückzuführen ist.

Die erwähnten Thatsachen führen zu der Annahme, dass *Linaria spuria* eine Art darstelle, die auf dem Wege ist, zu dem regelmässigen Blüten-Typus zurückzukehren, weil die die zygomorphe Gestalt teleologisch begründende Insecten-Bestäubung aufgegeben und Selbstbestäubung zur Regel wurde.

Wenden wir uns nunmehr zu den kleistogamen Blüten, auf deren Existenz zuerst Michalet<sup>2)</sup> hingewiesen hat. Die von ihm gegebene Beschreibung ist in der Hauptsache richtig, bedarf aber einiger Ergänzungen. Die fraglichen Blüten entstehen meistens an dünnen, oft fadenförmigen, mit kleinen Blättern besetzten Trieben, die aus den Achseln der basalen, dicht gestellten Laubblätter der Hauptachse neben den gewöhnlichen Sprossen entspringen. Nach

1) Stehelin, J. R., *Observatio botanica de floribus peloriae nascentibus in Elatine foliis subrotundis* C. B. Acta helvetica etc., Vol. II, Basileae 1755, p. 25 ff.

2) Michalet, E., *Sur la floraison des Violas de la section Nomimium, de l'Oxalis Acetosella et du Linaria Spuria*. Bulletin de la Société botan. de France, T. VII, Paris 1860, p. 468.

Michaelis werden sie zuweilen auch hypokotyl und adventiv gebildet; auch ich habe diese Deutung zulassende Fälle beobachtet. — Die Triebe sind bald in geringer Zahl und je einzeln vorhanden, bald stellen sie dichte Büschel dar (Taf. VIII, Fig. 29), die oft in grösserer Menge auftreten und dann fast polsterartige Massen von auffallendem Ansehen bilden. Während sie an kleineren Pflanzen auf deren centralen Theil beschränkt sind, gehen sie an stärkeren nicht selten auch aus den basalen Blattachsen der grösseren Seitensprosse hervor, ja man findet sie gelegentlich an diesen in bedeutender Entfernung von der Hauptachse.

Das Wachsthum dieser dünnen Sprosse ist abwärts gerichtet. Sie schmiegen sich dem Boden an oder dringen, wenn er nicht zu hart ist, in diesen ein. Welche Ursachen ihre Richtung bestimmen, wurde nicht untersucht.

Die Gestalt der kleistogamen Blüthen zeigt kleine Verschiedenheiten. Die ganz im Boden entwickelten sind in der Regel kleiner, selbst bedeutend kleiner, als die chasmogamen. Sie können ganz kurz bleiben (Taf. VIII, Fig. 20, 14, 31 u. 33) oder länger werden (Taf. VIII, Fig. 19 u. 26); in diesem Falle sind sie gewöhnlich schmal und etwas verbogen. Von den an der Erdoberfläche gebildeten sind die einen so gestaltet, wie die eben beschriebenen, andere dagegen werden grösser und erfahren weitere Entfaltung. — Die kleistogamische Natur dieser Blüthen offenbart sich darin, dass sie ganz oder beinahe geschlossen bleiben. Der Schluss selbst wird dadurch hervorgebracht, dass sich die Unterlippe nicht zurückschlägt und dass die Oeffnung, die sie bei ihrer nun kahnförmigen Gestalt auf der Oberseite besitzt, von den Zipfeln der Oberlippe bedeckt wird. Der Verschluss kann dabei mehr oder minder vollkommen sein.

Eine bestimmte Orientirung zum Erd-Radius lassen die kleistogamen Blüthen nicht erkennen. Die geotropische Empfindlichkeit ist bei ihnen also offenbar gänzlich verloren gegangen, während dies bei den chasmogamen nur erst theilweise der Fall ist.

Wir schliessen damit die einleitenden Bemerkungen über unsere Pflanze, Bemerkungen, deren Ausführlichkeit der geehrte Leser damit entschuldigen wolle, dass die bisher gewonnene Kenntniss der Eigenthümlichkeiten dieser Art Lücken aufwies, die auszufüllen nicht überflüssig erschien.

Schon Michalet nahm wahr, dass, wenn Thiere die Sprosse der *Linaria* zufällig mit Erde bedecken, in deren Bereich nur kleistogamische Blüten gebildet werden. Diese Beobachtung, sowie die Beschaffenheit der kleistogamen Blüten, legt die Vermuthung nahe, dass bei ihrer Gestaltung der Lichtmangel von Einfluss sei. Wie sich leicht beweisen lässt, trifft dies in der That zu.

Töpfe mit kräftigen Pflanzen wurden im Monat September im Ostzimmer dicht am Fenster aufgestellt. Im Wachsthum der Sprosse liess sich keine Störung erkennen. Die Blüten aber, welche fortan in den Blattachseln, an den Orten der gewöhnlichen offenen Blüten, gebildet wurden, waren sämmtlich kleistogamisch. In den Fig. 13, 22, 23, 28 u. 32, Taf. VIII sind fünf solcher Fälle dargestellt, zwei beinahe und drei gänzlich geschlossene; vier haben normale, eine verkehrte Stellung. Die ersten dieser Blüten waren noch verhältnissmässig gross, die späteren dagegen kleiner.

Diese Thatsachen führen zu der Annahme, dass, wenn in der freien Natur die Beleuchtung eine genügende Verminderung erfährt, auch die Blüten der unter normalen Verhältnissen grossblumigen Sprosse kleistogamisch werden müssen. Dies ist in der That der Fall. Untersucht man Pflanzen in der zweiten Hälfte des October und im November, wenn die Tage kürzer geworden sind und wenn, wie in diesem Jahre, zeitweise trübes Wetter herrscht, dann zeigt sich, dass die jungen Blüten sich nicht mehr öffnen, sondern ganz oder theilweise geschlossen bleiben (Fig. 16, 17, 21, 27 u. 30, Taf. VIII). Ueber den ursächlichen Zusammenhang dieser Erscheinung mit der Beleuchtung besteht kein Zweifel.

Kehren wir jedoch zu unseren Zimmerkulturen zurück. Nach der Erzeugung der ersten geschlossenen Blüten zeigten die Pflanzen eine auffallende Erscheinung. Zunächst wurde beobachtet, dass an den nun entstehenden Blüten die Kelche sich ungleich weiter öffneten, als an den normalen. An diesen bilden sie eine geschlossene Hülle, unter der die inneren Theile der Blüthe sich gestalten; an jenen Objecten dagegen öffneten sich die Kelche oft so weit, dass sie radförmige Gestalt besaßen, und die sich entwickelnde Krone somit schutzlos dastand (Fig. 34, Taf. VIII). Wie der Vorgang der Kelchöffnung im Einzelnen verläuft, wurde nicht festgestellt.

Weiterhin aber traten seltsame Gestalten auf. An den Enden mancher Sprosse bildeten sich Blüten, die kaum 4 mm Länge

erreichten und von gänzlich abweichender Form waren. Die Corolle hatte grüne Farbe bis auf den Rand der Zipfel, der rothe Färbung besass. Die Gestalt war zygomorph, doch weniger ausgesprochen, als bei normalen Formen (Taf. VIII, Fig. 35 u. 36). Die Zipfel der Oberlippe hatten sich emporgehoben, der mittlere Zipfel der Unterlippe war etwas zurückgebogen, die beiden Seitenzipfel der letzteren dagegen waren entweder gerade nach vorn gerichtet oder ganz wenig nach aussen gekrümmt. Der Sporn hatte nur geringe Grösse, die Krone aber im basalen Theile eine beträchtliche Erweiterung. Ein besonderes Interesse bot, dass die Narbe den Schlund der Blüthe fast völlig abschloss. Während die Kronröhre nur etwa halb so lang war, als die einer gewöhnlichen Blüthe, hatte der Griffel normale Länge und Gestalt; er maass, wie in einer gewöhnlichen Blüthe, 2,5 mm, mit dem Fruchtknoten 4 mm und hatte somit die gleiche Länge wie die Blumenkrone, die in einer normalen Blüthe dagegen ca. 8 mm lang ist. Von Staubblättern waren vier vorhanden, deren Antheren dem Aussehen nach normal entwickelte Pollenkörner enthielten.

Die Kelche dieser Blüthen nahmen gewöhnlich die in den Fig. 35 u. 36, Taf. VIII angedeuteten Formen an.

Nachdem die eigenthümlichen Blüthen in den Kulturen beobachtet waren, wurde nach ihnen auch im Freien gesucht. Der ungewöhnlich günstige Spätherbst des Jahres 1892 ermöglichte ein, wenngleich langsames, so doch langes Wachsthum unserer Pflanze. Nach einigem Suchen wurden an einzelnen Sprossen ebenfalls jene Gestalten beobachtet. Es bleibt jedoch dahingestellt, ob ihre Bildung ausschliesslich durch verminderte Beleuchtung oder auch durch verringerte Temperatur hervorgerufen wurde.

Fasst man die sämtlichen kleistogamen und die zuletzt beschriebenen abnormen Blüthen in's Auge, so zeigt sich, dass an ihnen die den normalen Blüthen eigene Zygomorphie nicht völlig zur Ausbildung gelangt, und nicht selten eine Annäherung an actinomorphen Gestaltung stattfindet. Die weitere Verfolgung dieser Frage soll uns an anderem Orte beschäftigen.

### *Linaria Elatine Mill.*

Obwohl der *L. spuria* nahe verwandt und in der Lebensweise sehr ähnlich, besitzt diese Art doch nicht die kleinen, mit kleistogamen

Blüthen besetzten Sprosse, und sie wird allgemein als eine solche beschrieben, die nur chasmogame Blüten erzeuge. Thatsächlich beobachtet man in der Zeit kräftigen Wachstums nur diese Blütenformen. Im späten Herbst dagegen kommen auch bei ihr, wenngleich nicht häufig, Blüten mit geschlossen bleibenden Kronen vor. In den Fig. 38, 39, 40, Taf. VIII sind deren drei dargestellt, mit denen man die normale Form, Fig. 37, vergleichen wolle. Wie bei *L. spuria* lassen sich auch hier diese geschlossenen Blüten durch Kultur bei verminderter Beleuchtung künstlich hervorbringen. Sie erzeugen, was zu bemerken nicht unterlassen werden darf, wohl ausgebildete Fruchtknoten mit Samenknospen.

Auch bei dieser Art vermochte ich im Freien keinen Insecten-Besuch wahrzunehmen; ihre Blüten aber erhalten, und dadurch weicht sie von *L. spuria* ab, stets normale Stellung zum Erd-Radius.

### *Lamium.*

*L. amplexicaule* L. Nach den in der Einleitung mitgetheilten übereinstimmenden Angaben verschiedener Beobachter<sup>1)</sup> bringt diese Species in der wärmeren Jahreszeit chasmogame, in der kühleren dagegen kleistogamische Blüten hervor, und es wird diese Thatsache seit Linné mit der niedrigen Temperatur in causalen Zusammenhang gebracht. Die Frage, ob wirklich die Temperatur den bezeichneten Einfluss ausübe, soll hier nicht entschieden, wohl aber die Bedeutung des Lichtes auch für die Blüten dieser Pflanze gezeigt werden.

Zu den Angaben der früheren Autoren ist zunächst zu bemerken, dass kleistogame Blüten auch in der wärmeren Jahreszeit vorkommen. Ich habe sie in den Monaten Juli und August nicht selten in Getreidefeldern an Orten beobachtet, wo die Pflanzen tiefem Schatten ausgesetzt waren. Offenbar konnte hier nur das Licht die Gestaltung der Blüten bewirkt haben. Bewiesen wird aber die Bedeutung dieser Kraft durch den Versuch. In Töpfe gepflanzte Exemplare unserer Pflanze, die während des Hochsommers, als man

---

1) Den im Eingang genannten Autoren sei noch D. J. Koch angefügt, der in seiner *Synopsis Florae germ. et helv.* (Ed. II, Francofurti 1843, p. 648) bemerkt: *Floret per totum fere annum, vere autem et autumnno clandestine,*

im Freien an sonnigen Orten nur offene Blüten wahrnahm, an das offene Fenster des Ostzimmers gestellt wurden, brachten lediglich kleistogame Formen hervor.

Hiernach unterliegt es keinem Zweifel, dass verminderte Beleuchtung bei *L. amplexicaule* auf die Bildung kleistogamer Blüten hinwirkt.

*L. purpureum* L. Diese Art gehört nach Bennett zu denen, die im Winter kleistogame, in den übrigen Jahreszeiten die bekannten chasmogamen Blüten erzeugen. Auch hier hängt die Bildung der ersteren jedenfalls theilweise von der Beleuchtung ab.

In den Monaten September und October wurden einige Pflanzen in Töpfen einer verminderten Beleuchtung ausgesetzt. Es gelang dadurch, an den Sprossen die Bildung von Blüten hervorzurufen, die von kleinerem Umfange, als die normalen und völlig geschlossen waren. Die Fig. 2 u. 7 auf Taf. IX geben zwei gänzlich geschlossene derartige Blüten, Fig. 4 eine halb geöffnete, während im Freien die normalen Blüten entstanden (Fig. 5 u. 9), die je nach der Stellung eine Oeffnung von etwas verschiedener Weite besaßen. Die Nüsschen der geschlossenen Blüten waren, soweit sich mit der Lupe erkennen liess, von normaler Gestaltung.

*L. maculatum* L. Ein Topf mit kräftigen Sprossen, die zu blühen begonnen hatten, wurde in 50 cm Entfernung vom offenen Fenster des Ostzimmers aufgestellt. In kurzer Zeit fielen alle vorhandenen offenen Blüten und schon weiter entwickelten Knospen ab, indess die jüngeren vertrockneten. Nach Verlauf einiger Wochen aber bildeten sich an den inzwischen entstandenen Sprossen neue Blüten, die sich von normalen in nichts unterschieden. Nunmehr wurde die Pflanze auf 1 m vom Fenster abgerückt. Hier blühte sie, soweit sich erkennen liess, ohne Störung weiter. Als aber die Entfernung auf 1,80 m gesteigert wurde, erlosch das Blühen, und es bildeten sich schwach etiolirte zarte Sprosse mit Blättern, welche die normale Grösse nicht erreichten. In den Achseln dieser Blätter entstanden nicht Blüten, sondern kleine Laubsprosse. Auffallender Weise aber bildeten sich Ende Juli noch einmal zwei Blüten, die zwar normale Gestalt besaßen, durch einen Umstand aber von gewöhnlichen Blüten abwichen: ihre Oberlippen waren so weit zurückgebogen, dass Staubblätter und Griffel unbedeckt ihren Ort einnahmen.

Aus dem eben Gesagten geht hervor, dass *L. maculatum* in besonderem Grade die Fähigkeit besitzt, sich mit seiner Blütenbildung niederen Helligkeitsgraden anzupassen.

*Ajuga reptans* L.

Zwei junge Pflanzen mit eben hervortretenden Blütenständen wurden an's offene Fenster des Ostzimmers gestellt, die eine in 50, die andere in 80 cm Entfernung. An der letzteren ging der Blütenstand in kurzer Frist zu Grunde; die kriechenden Laubsprosse dagegen wuchsen fort und waren von normaler Gestalt. Die erste Pflanze entwickelte ihren Blütenstand so weit, dass die Blumenkronen in den Knospen sichtbar wurden. Dann aber stand auch hier das Wachsthum still, und nach einiger Zeit starb der Blütenstand ab. Im vegetativen Wachsthum liess die Pflanze keine Störung erkennen. Ihre kriechenden Sprosse zeigten normale Verhältnisse.

*Lobelia Erinus* L.

Zwei Töpfe mit im Blühen begriffenen Büscheln dieser Pflanze erhielten ihren Platz im Ostzimmer in 40 und 60 cm Entfernung vom Fenster. Unter den neuen Bedingungen verblühten die vorhandenen Blüten, die Knospen aber entfalteten sich nicht. Erst nach längerer Zeit entstanden an der dem Fenster näheren Pflanze drei Blüten, an der andern deren eine, die sich von den normalen dadurch unterschieden, dass sie kleiner und matter gefärbt waren. Fig. 6, Taf. IX giebt eine solche Blüthe, die mit einer in Fig. 1 dargestellten normalen zu vergleichen ist. In der Folge bildeten sich noch einige Knospen, die aber nicht zur Entfaltung gelangten.

Auffallend war an diesen Pflanzen, dass sie in vegetativer Beziehung vortrefflich gediehen; ihre Sprosse wuchsen und erzeugten Laubblätter von dunkelgrüner Färbung und einer Grösse, wie sie an den unter gewöhnlichen Bedingungen lebenden nur selten wahrgenommen wurde.

*Veronica Buxbaumii* Ten.

Der Angabe Bennett's, nach der diese Art im Winter geschlossen, im Sommer dagegen offene Blüten hervorbringt, ist in



der Einleitung gedacht worden. Kulturversuche unter verschiedener Beleuchtung lehrten bald, dass auch hier das Licht von Einfluss ist. Stöcke, an ein Fenster im Ostzimmer gestellt, brachten zuerst Blüthen hervor, die vollständig entwickelt waren, ihre Kronen aber nicht entfalteten. In ihnen fand Selbstbestäubung und in Folge dessen normale Ausbildung der Früchte statt. Nach längerer Zeit entstanden jedoch in den Blattachseln der Triebe an Stelle der Blüthen Laubsprosse, die sehr kurz blieben. Das Verhalten der Pflanze glich sonach dem des *Mimulus Tilingi*, mit dem Unterschiede aber, dass die in der Blüthen-Region entstehenden Laubsprosse nur geringe Entwicklung erfuhren.

### *Viola odorata* L.

Die *Viola*-Arten gehören zu denen, deren Kleistogamie am meisten untersucht worden ist. Bezüglich der Litteratur sei auf den Aufsatz Mohl's<sup>1)</sup> und besonders auf das Werk Darwin's<sup>2)</sup> verwiesen.

So zahlreich aber auch die Angaben über die Bildung der kleistogamen Blüthen sind, sie bedürfen doch noch einer Ergänzung.

Nach Gingins<sup>3)</sup> folgen auf die vollkommenen Blüthen der meisten Arten in der Section der „violettes“ unvollkommene. „Ce phénomène s'offre fréquemment en automne à la seconde floraison des violettes.“ Und Koch<sup>4)</sup> sagt in seiner Synopsis bei der Gruppe *Nomimium* kurz: „Flores seriores apetal.“

In Uebereinstimmung mit Gingins giebt D. Müller<sup>5)</sup> für Upsala an, dass die kleistogamen Blüthen bei *Viola odorata* im August an deren Stolonen auftreten.

Kirchner<sup>6)</sup> endlich bringt die kleistogamen Blüthen unserer Art in Zusammenhang mit den chasmogamen. „Ausser den grosshülligen offenen Blüthen kommen, wenn Insectenbesuch ausgeblieben

1) Mohl, H. von, Botanische Zeitung 1863, S. 314 ff.

2) Darwin, Ch., The different forms of Flowers, S. 314 ff.

3) Gingins, F. de, Mémoire etc., S. 11.

4) Koch, D., Synopsis florae germanicae et helveticae, Ed. II, Francofurti 1843, S. 88.

5) Müller, D., Botanische Zeitung 1857, S. 729.

6) Kirchner, O., Flora von Stuttgart und Umgebung, Stuttgart 1888, S. 318.

ist, im August an den Ausläufern kleistogamische Blüthen zur Entwicklung\*.

Zu diesen Angaben sei bemerkt, dass ich an frei im Garten wachsenden und an Topf-Exemplaren der *Viola odorata* im April und vereinzelt sogar schon im März kleistogame Blüthen wahrgenommen habe, zu einer Zeit, in der die grossen Formen noch nicht verschwunden waren. Mit Bestimmtheit kann ich ferner hinzufügen, dass an einer Pflanze kleistogame Blüthen vorkamen, an der aus einer chasmogamen eine wohl entwickelte Frucht hervorgegangen war. Die Angabe Kirchner's ist also in der gegebenen Form jedenfalls nicht richtig.

Wir wollen nicht unterlassen, hier zu erwähnen, dass nach Delpino<sup>1)</sup> *Viola odorata* in einem Theile Liguriens keine kleistogamen, sondern nur grosshüllige Blüthen erzeugt, die vollkommen fruchtbar sind. Nach demselben Gewährsmanne bringen dagegen bei Turin die Pflanzen die beiderlei Blüthenformen hervor.

Bezüglich ähnlicher Angaben über andere Arten wolle man Darwin's<sup>2)</sup> Werk vergleichen.

Indem wir damit zu unserer experimentellen Untersuchung übergehen, sei vorausgeschickt, dass diese bis jetzt nichts weniger als vollständig ist. Dass die Bildung der 'kleistogamen Blüthen nicht unmittelbar vom Licht abhängig sein kann, lehrt die Art ihres Auftretens ohne Weiteres. Sie entstehen vorwiegend in der Zeit des Jahres, in der die Beleuchtung wächst. — Dagegen richtet sich der Blick auf die chasmogamen Blüthen. Nach allen bisher gewonnenen Erfahrungen war die Frage begründet, ob auch ihre Entstehung und Gestaltung durch das Licht beeinflusst werde. Um darüber Klarheit zu erlangen, stellte ich Töpfe mit Objecten, die im Herbst eingepflanzt und während des Winters an hellem Orte aufbewahrt worden waren, zeitig im Frühjahr vor Beginn der Blüthezeit in einem Ostzimmer in verschiedener Entfernung vom Fenster auf. Es fand sich, dass bis zu 20—30 cm Entfernung die chasmogamen Blüthen normale Gestaltung erfuhren, dass aber bei grösserer Entfernung

---

1) Delpino, F., Sull' Opera, la Distribuzione dei Sessi nelle Pianta etc., 1867, S. 30.

2) L. c., S. 320.

keine Entfaltung stattfand und junge schon vorhandene Knospen in der Entwicklung stehen blieben. Unmittelbar nach den grosshülligen entstanden an allen Stöcken, auch solchen, die in der Entfernung eines Meters vom Fenster aufgestellt waren, kleistogame Blüthen, die in der Folge reichlich Früchte hervorbrachten, deren Reifungs-Process jedoch unter normaler Beleuchtung vollzogen wurde. — Ob aber ein Unterschied zwischen der Zahl der kleistogamen Blüthen dieser und unter normalen Bedingungen lebender Objecte vorhanden war, konnte nicht entschieden werden.

Wie man sieht, war das Ergebniss dieses Versuches wenig befriedigend. Ich beschloss daher eine Wiederholung des Experimentes in veränderter Form. Die im Frühjahr zum Versuch benutzten Stöcke wurden in den Töpfen gelassen, später verpflanzt und den Winter über im Kalthause gehalten. Sehr zeitig, bevor das eigentliche Wachsthum begann, erhielten sie einen schattigen Platz am Boden des Hauses. Von hier wurden sie, nachdem die ersten Blätter erschienen waren, an verschiedene Orte gestellt, die einen ganz hell, die anderen in das Ostzimmer in wechselnde Entfernung vom Fenster. Nun ergab sich die überraschende Thatsache, dass die Pflanzen, mochte die Beleuchtung mehr oder minder hell sein, nur kleistogame Blüthen hervorbrachten; es erschien auch nicht eine chasmogame Form. Jene indess traten in grosser Zahl auf und bildeten schöne reichsamige Früchte.

Aus diesem Versuche geht hervor, dass wir im Stande sind, die chasmogamen Blüthen zum Verschwinden zu bringen und die Pflanze zu veranlassen, nur kleistogame Formen zu erzeugen. Ob dies in unserm Falle lediglich durch die frühzeitige Beschattung hervorgerufen wurde, oder ob dabei noch andere Ursachen im Spiele waren, soll nicht entschieden werden. Es wäre denkbar, dass die lange Kultur in Töpfen die Pflanzen geschwächt und dieser Umstand etwas zur Unterdrückung der grosshülligen Blüthen beigetragen hätte. Damit freilich stimmt die Thatsache nicht überein, dass die Pflanzen kräftiges Aussehen hatten und mit zahlreichen normalen Blättern besetzt waren. Immerhin ist es möglich, dass die angedeuteten Verhältnisse in dem fraglichen Sinne gewirkt haben. Dass daneben aber der mangelhaften Beleuchtung die eigentlich entscheidende Wirkung zukam, ist nicht zu bezweifeln. Weitere Untersuchungen müssen jedoch über deren Umfang noch Auskunft ertheilen.

Der umgekehrte Versuch, die kleistogamen Blüten in chasmogame zu verwandeln, ist mir bisher nicht gelungen, und dürfte bei Pflanzen wie *Viola* überhaupt nicht gelingen.

*Tropaeolum majus* L.

Junge, aus Samen gezogene Pflanzen wurden in verschiedener Entfernung vom offenen Fenster des Ostzimmers aufgestellt. In 50 und selbst 70 cm Entfernung entstanden noch Blüten, die, von ihrer etwas blasseren Farbe abgesehen, sich von normalen nicht unterschieden. In einer Entfernung aber, die 1—1,5 m betrug, bildeten sich wohl noch Knospen, aber diese gingen in jugendlichem Entwicklungs-Stadium zu Grunde. War die Entfernung noch grösser, 1,5—2 m, so wurden an den Sprossen keine Knospen mehr angelegt.

Da es in diesen Versuchen nicht gelang, abnorme Blütengestalten hervorzurufen, so versuchte ich solche auf andere Weise zu gewinnen. Das Ziel wurde auf zweierlei Art erreicht.

Erstens benutzte ich das von Sachs<sup>1)</sup> angewandte Verfahren, den oberen Theil der blühenden Pflanze in einen dunkeln Raum zu leiten, den unteren dagegen der vollen Tagesbeleuchtung auszusetzen. An den zwar kräftigen, aber nicht grossen Pflanzen erhielt ich im Recipienten nur noch eine, höchstens zwei Blüten von normaler Grösse und Form; dann traten mehr oder minder verkümmerte Gestalten auf. Zunächst entstanden Formen mit mangelhaft ausgebildeten oberen Blumenblättern. Eine solche Blüthe ist Taf. IX Fig. 12 wiedergegeben. An ihr waren die beiden oberen Blätter auf kleine Lappen reducirt, während die drei unteren weiter, aber ungleich, entwickelt waren. Das mittlere hatte grösseren Umfang als die zwei seitlichen, von denen wieder das eine kleiner war als das andere. Die Staubblätter hatten annähernd normale Länge und ihre Pollenkörner regelmässige Gestalt und Grösse. Man vergleiche mit dieser Blüthe die Abbildung Fig. 3, die nach einer normalen, unterhalb des Recipienten erzeugten Blüthe gezeichnet worden. Die auf die eben beschriebene abnorme Gestalt folgenden

---

1) Sachs, J., Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Botanische Zeitung, Leipzig 1865, S. 120.

Blüthen waren ungleich weniger ausgebildet. Sie erschienen bei äusserer Betrachtung wie Bündel von Staubblättern, die eben den Kelch durchbrochen hatten. (Taf. IX, Fig. 11.) Die Blumenblätter waren in der Entwicklung zurückgeblieben und hatten etwa die Länge der Kelchblätter erreicht. — Die hiernach folgenden Knospen öffneten sich nicht mehr.

Bei wiederholter Ausführung des Versuches ergab sich im Wesentlichen immer der gleiche Verlauf. An den nur theilweise entwickelten Blüthen waren stets die oberen Blumenblätter am meisten verkümmert, nie umgekehrt die unteren.

Das zweite Verfahren bestand darin, dass ich den oberen blühenden Theil der Pflanze zwar der Lichtwirkung aussetzte, aber durch ungenügende Kohlensäure-Zufuhr hungern liess. Der Apparat<sup>1)</sup>, mit Hülfe dessen dies geschah, ist an andern Orte beschrieben und abgebildet worden, worauf hier verwiesen sei. Die mangelhafte Ernährung wurde dadurch herbeigeführt, dass dem im Glasrecipienten befindlichen Theile der Pflanze nur soviel Kohlensäure zugeleitet wurde, als durch Diffusion durch das gebogene Glasrohr in den Raum gelangen konnte. Die Folgen zeigten sich sehr bald an dem Kleinerwerden der Laubblätter und, wenngleich später, an den Veränderungen der Blüthe. Wiederholt wurden dabei unter den verkümmerten Formen solche beobachtet, wie wir sie vorhin besprochen und Taf. IX, Fig. 12 dargestellt haben. Verkümmern der untern Blumenblätter bei ausgebildeten oberen wurden auch hier nicht wahrgenommen.

Auch Sachs<sup>2)</sup> beobachtete in seinen Versuchen das Auftreten der verkümmerten Blüthen, doch giebt er die Gestaltänderungen nicht immer an. Da, wo er genaue Beschreibung liefert, stimmt diese meist mit meinen Beobachtungen überein. Im einen Fall aber waren nach seiner Angabe die oberen Blätter der Blüthe bis zu etwa halber Grösse entwickelt, die unteren sehr klein, verkümmert. Ein solches Vorkommen habe ich, wie erwähnt, niemals gesehen und glaube daher annehmen zu dürfen, dass es eine Ausnahme darstelle, und dass bei der Verkleinerung der Blüthe zunächst die

---

1) Vöchting, H., Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilations-Thätigkeit. Botanische Zeitung, Leipzig 1891, S. 113 ff.

2) l. c., S. 125 ff.

Oberlippe schwinde. Damit hätten wir das gleiche Verhältniss, wie es für *Mimulus Tilingi* festgestellt wurde.

Hierbei darf jedoch nicht unerwähnt bleiben, dass, wenn im Herbst die Pflanze mit Blühen aufhört, — an meinen Gewächshaus-Exemplaren geschah dies im Laufe des November, — die Blüthen auch allmählich an Grösse abnehmen. In keinem Falle wurde dabei ein rascheres Schwinden der oberen Blätter beobachtet. Entweder blieb das Grössenverhältniss zwischen den oberen und unteren Blättern normal, oder es wurden sogar in einzelnen Fällen die drei unteren Blätter relativ kleiner, als die beiden oberen.

Ob das Kleinerwerden der Blüthen im Herbst jedoch lediglich auf der Abnahme der Beleuchtung beruhe, oder ob dabei noch andere Umstände mitwirken, kann erst an anderem Orte besprochen werden.

*Impatiens parviflora* DC.

Durch Aufstellung der Pflanzen in verschiedener Entfernung vom Fenster wurden auch hier sehr kleine Blüthen erzielt. Bei einer Entfernung von 1,2 m erreichten sie schliesslich die in den Fig. 8 und 10, Taf. IX dargestellte Grösse. Die Gestalt dieser kleinen Gebilde war in der Hauptsache normal, wie man aus dem Vergleich der, in den Fig. 13 und 15, Taf. IX gegebenen, Abbildungen normaler Blüthen ersieht. Bei noch grösserer Entfernung der Pflanzen vom Fenster entfalteten sich die kleinen Knospen nicht mehr, sondern fielen früh ab. Die vegetativen Theile der Pflanzen liessen in 1 m Entfernung keine besonderen Störungen erkennen. Da sie mit Vorliebe an schattigen Orten wachsen, so ertragen sie die schwache Beleuchtung des Zimmers verhältnissmässig leicht und zeigen erst bei grösserer Entfernung vom Fenster die Erscheinung des Etiolements.

An den vorhin beschriebenen kleinen Blüthen fällt eine sehr bemerkenswerthe Thatsache auf. Während die normalen Formen sich mit ihrer Median-Ebene stets streng vertical stellen, geht jenen kleinen die Fähigkeit der Orientirung verloren. Sie behalten die Stellung bei, die sie ihrer Anlage nach besitzen. Diese Erscheinung, die eintritt, sobald die Grösse der Blüthe unter ein gewisses Maass, ungefähr das in Fig. 14, Taf. IX dargestellte, gesunken, ist um so auffallender, wenn man bedenkt, dass die Zygomorphie der Blüthen trotz

ihrer Kleinheit vollkommen ausgebildet ist. Eine Erklärung dieses Verlustes des Orientirungs-Vermögens zu geben, sind wir nicht im Stande und müssen uns daher mit der Feststellung der Thatsache begnügen.

*Lopezia coronata* Andr.

Auch diese durch die Zygomorphie ihrer Blüthen ausgezeichnete Art wurde wechselnder Beleuchtung ausgesetzt. Sobald eine gewisse Entfernung vom Fenster überschritten wurde, die etwa 30 cm betrug, legte die Pflanze ihre Blüthenknospen zwar noch in gewöhnlicher Weise an, aber diese entfalteten sich nicht und fielen frühzeitig ab. In grösserer Nähe vom Fenster dagegen bildeten sich die Blüthen aus, nachdem die ersten Störungen nach der Uebertragung in den Schatten des Zimmers überwunden waren. Die nun erzeugten Blüthen aber waren kleiner, als die normalen. Es traten zunächst solche von der in Fig. 17, Taf. IX bezeichneten Grösse, später aber auch solche auf, die nur den in Fig. 16 angedeuteten Umfang besaßen. Hiermit wolle man die in Fig. 18 angegebene normale Grösse vergleichen.

Die kleinen Blüthen waren an aufrechten Sprossen ihrer Entstehung nach median gestellt. An Zweigen, die aus ihrer Richtung abgelenkt waren, nahmen sie meistens durch Torsion des Stieles Median-Stellung an, behielten zuweilen aber auch die durch ihre Anlage gegebene Stellung bei. Offenbar war auch in ihnen das Orientirungs-Vermögen geschwächt, doch nicht in dem Maasse, wie bei *Impatiens parviflora*.

B. Actinomorphe Formen.

*Stellaria media* Vill.

Zu dieser Pflanze bemerkt schon Sprengel<sup>1)</sup>, dass die Blüthen bei schlechter Witterung geschlossen sind, sich bei Sonnenschein dagegen entfalten. H. Müller<sup>2)</sup> beachtet diesen Punkt zwar nicht, beschreibt aber den Bau der Blüthe und die Functionen ihrer Organe

---

1) Sprengel, Konr., Das entdeckte Geheimniss der Natur etc., Berlin 1793, S. 160.

2) Müller, H., Die Befruchtung etc., S. 162.

sehr genau. Die Bewegungen der Staubblätter und Narben verlaufen dergestalt, dass zu Anfang des Blühens Fremdbestäubung eintreten kann, aber auch Selbstbestäubung möglich ist. Findet jene nicht statt, so erfolgt diese regelmässig.

Bei diesen Blüthen nun hat man es ganz in seiner Gewalt, sie durch den Grad der Beleuchtung entweder kleistogam oder chasmogam zu machen. Setzt man die Pflanzen dem Sonnenlicht oder auch nur dem hellen Tageslicht ohne direct einfallende Sonnenstrahlen aus, so öffnen sich die Blüthen, wobei Kelch und Krone kleine trichterförmige Gestalten bilden. Stellt man die Töpfe dagegen in's Zimmer und zwar mindestens 1 m vom Fenster entfernt, so entwickeln sich die Blüthen zwar regelmässig, bleiben aber geschlossen und bestäuben sich selbst. Die Untersuchung lehrt, dass solche Blüthen wohl ausgebildete Blumenblätter besitzen. Setzt man sie heller Beleuchtung aus, so öffnen sie sich nach kurzer Zeit. — Die Stiele der im Schatten erzeugten kleistogamen Blüthen führen nach der Befruchtung die bekannten Bewegungen aus, und in den Fruchtknoten entstehen normale und keimfähige Samen.

In der 1 m betragenden Entfernung vom Fenster kommt es gelegentlich, besonders an hellen Tagen, noch vor, dass sich die eine oder andere Blüthe öffnet. Dies wurde dagegen niemals beobachtet, sobald die Entfernung auf 1,3—1,5 m vergrössert wurde. Was das vegetative Wachsthum anbetrifft, so hielten sich die Pflanzen unter den hier herrschenden ungünstigen Bedingungen geraume Zeit frisch und wuchsen, wobei freilich ihre Internodien etwas vergeilten. Dass aber ihre Constitution im Ganzen geschwächt war, ging klar daraus hervor, dass sie leicht von Pilzen befallen und zerstört wurden, während diese an den im Freien wachsenden Individuen keinen Schaden anrichten konnten.

Mit den eben beschriebenen Versuchen stimmen oft im Freien beobachtete Thatfachen überein. Wächst unsere Pflanze im tiefen Schatten der Bäume, wie es in der Nähe von Tübingen in den Obstbaumpflanzungen nicht selten vorkommt, so werden die Blätter gross und von auffallend dunkelgrüner Farbe, das Ganze von grosser vegetativer Ueppigkeit. Die Blüthen sind dabei aber stets kleistogam. Es schien, als sei die Blüthenbildung an solchen Pflanzen im Ganzen geringer, als an den der Sonne ausgesetzten, in den vegeta-



tiven Organen weniger üppigen Pflanzen, doch konnte das Verhältniss bisher nicht genauer festgestellt werden.

Es wäre von Interesse, zu erfahren, ob die von Döll<sup>1)</sup> als *Stellaria media*  $\beta$  *apetala* beschriebene Form kleistogam oder chasmogam ist.

*Malva vulgaris* Fr.

Auch diese Art bildet ein ausgezeichnetes Object für unsere Untersuchung. Wie Müller<sup>2)</sup> gezeigt hat, findet auch hier bei ausbleibendem Insekten-Besuch leicht Selbstbestäubung statt.

An freistehenden Stöcken öffnen sich bei sonnigem Wetter die Blüthen vollständig und erhalten fast radförmige Gestalt (Taf. IX Fig. 21). Bei minder heller Beleuchtung entfaltet sich die Krone nur so weit, dass sie etwa Trichterform erreicht (Taf. IX, Fig. 23); an trüben Tagen bleibt die Blüthe ganz geschlossen (Taf. IX, Fig. 22), eine Erscheinung, die man besonders im Herbst, gegen Schluss der Blüthezeit, beobachtet. Nur bei den offenen Formen kann Fremdbestäubung stattfinden, während die geschlossenen ausschliesslich auf Selbstbestäubung angewiesen sind.

Um die Bedeutung der Helligkeit für die Blüthengestalt näher zu bestimmen, wurden mehrere Versuche ausgeführt.

Einige Objecte wurden in einem Gewächshause aufgestellt, dessen Glasdach nach Südwesten gerichtet ist, während des intensiven Sonnenscheins aber beschattet wird. Unter dieser Beleuchtung entstanden Blüthen, die etwas geringere als normale Grösse hatten, und die sich niemals radförmig öffneten. Als weiteste Entfaltung wurde die in den Fig. 25 und 19, Taf. IX dargestellte beobachtet, doch wurde diese häufig nicht erreicht. Die grössten in solchen Blüthen vorhandenen Blumenblätter erlangten den in Fig. 24, Taf. IX angedeuteten Umfang, mit dem der eines normalen Blumenblattes mittlerer Grösse (Taf. IX, Fig. 20) zu vergleichen ist.

Andere Pflanzen wurden an das geöffnete Fenster des Ostzimmers gestellt, wo sie nur früh Morgens von den Sonnenstrahlen getroffen wurden. Die an ihnen entstehenden Blüthen waren noch beträcht-

---

1) Döll, J. Ch., Flora des Grossherzogthums Baden, Karlsruhe 1857—1862, 3. Bd., S. 1224.

2) Müller, H., Die Befruchtung etc., S. 171.

lich kleiner, als die im vorigen Versuche gebildeten (Taf. IX, Fig. 26, 27 und 30). Sie hatten knospenartige Gestalt; ihre Kronen waren sehr wenig entwickelt, entfalteten sich nicht, sondern blieben dem aus ihnen hervortretenden Androeceum dicht angeschmiegt. Fig. 27 giebt eine noch verhältnissmässig grosse derartige Blüthe, Fig. 26 eine solche mittlerer Grösse, Fig. 30 ein zu dieser gehöriges Blumenblatt. Diese Blüten bestäubten sich selbst und brachten wohlausgebildete Früchte hervor. Kann man diese kleinen Formen auch nicht als eigentlich kleistogam bezeichnen, insofern Staubblätter und Griffel etwas aus der Krone hervortreten, so haben sie doch in Gestalt und Function wesentliche Eigenschaften kleistogamer Blüten. Vielleicht gelingt es, unter geeigneten Kultur-Bedingungen vollständig ausgebildete Kleistogamie zu erreichen.

Stellt man die Pflanzen in geringer Entfernung vom Fenster, bei 30—50 cm, auf, so bilden sich zwar noch reichlich Blütenknospen, diese bleiben aber sehr klein und sterben früh ab.

#### *Melandryum album* Grcke.

Diese diöcische Species gewährt in verschiedener Beziehung Interesse. Stellt man Töpfe mit blühenden weiblichen Pflanzen dicht am Fenster des Ostzimmers auf, so fallen die Blüten und die in der Entwicklung schon vorgeschrittenen Knospen meist rasch ab. Widerstandsfähiger dagegen sind die Knospen, die sich unter den neuen Bedingungen entwickeln. Zwar fallen auch sie bei Berührung sehr leicht ab, bei ungestörtem Wachsthum aber entfalten sich die einen vollständig, während an andern alle Theile der Blüthe mit Ausnahme der Krone normale Ausbildung erlangen (Taf. IX, Fig. 32 u. 33, die erstere stellt eine jüngere und die zweite eine ältere Blüthe dar). Hier sind die Blumenblätter in Gestalt kleiner Schuppen vorhanden, die etwa die halbe Länge des Kelches besitzen. Bei künstlich ausgeführter Bestäubung erweisen sich diese Blüten als vollkommen fruchtbar und bringen Kapseln von normaler Grösse und mit normaler Zahl der Samen hervor. Die letzteren unterscheiden sich von den unter gewöhnlichen Bedingungen entstandenen nicht und keimen leicht und reichlich.

Diesen allgemeinen Angaben sind folgende besondere hinzuzufügen.

Zunächst zeigen die einzelnen Stöcke individuelle Verschiedenheiten. So wurde beobachtet, dass eine Pflanze in 50 cm Entfernung vom Fenster keine einzige Krone mehr hervortreten liess, während an einer andern die überwiegende Zahl der Blüthen noch ihre Kronen entfaltete. Hierbei wurde festgestellt, dass die Krone verschiedene Entwicklungshöhe erreichen kann; bald blieb sie ganz klein und vom Kelch umschlossen, bald trat sie eben aus der Kelchmündung hervor, bald erreichte sie ganz oder beinahe normale Grösse.

Ferner ist zu beachten, dass sich auch diese Pflanze den ungewohnten Bedingungen bis zu einem gewissen Grade anzupassen vermag. Frisch in den Schatten des Zimmers gebracht, lässt sie, wie erwähnt, ihre Knospen gewöhnlich fallen, erzeugt aber am gleichen Orte nach längerer Zeit Blüthen, die normale Form besitzen können.

Alles bisher Gesagte bezog sich auf weibliche Pflanzen. Führt man die Versuche mit männlichen aus, so treten die analogen Erscheinungen an den Blüthen ein: Kelch und Staubblätter erfahren bei einer Beleuchtung noch normale Entwicklung, unter der die Krone im Wachsthum gänzlich zurückbleibt. Nur ein geringer Unterschied macht sich insofern bemerkbar, als die Blumenblätter hier sich in der Regel auch noch bei einer Helligkeit völlig entfalten, die zu ihrer Ausbildung an den weiblichen Pflanzen nicht mehr genügt.

In *Melandryum album* bietet sich nach Allem ein Beispiel, in dem der Einfluss von verminderter Beleuchtung sich zunächst nur an der Krone äussert. Erst bei sehr herabgesetzter Helligkeit wird auch die Ausbildung der übrigen Blüthentheile gehemmt.

*Melandryum rubrum* Grcke., das ebenfalls als Studienobject diente, zeigt in den entsprechenden Versuchen das gleiche Verhalten wie *M. album*, und braucht deshalb nicht näher besprochen zu werden. Die Fig. 31 auf Taf. IX giebt das Bild einer unter verminderter Beleuchtung entwickelten weiblichen Blüthe, mit der die normale Gestalt, Fig. 28, zu vergleichen ist.

### *Silene noctiflora* L.

Den eben besprochenen *Melandryum*-Arten ähnlich verhält sich auch *Silene noctiflora*. Pflanzen dieser Art, die in geringer Ent-

fernung vom Fenster des Ostzimmers aufgestellt waren, erzeugten niemals Blüthen von normaler Gestalt. Aus dem Kelch traten lediglich die Narben hervor, Blumen- und Staubblätter dagegen blieben darin verborgen (Taf. IX, Fig. 34). Die Blumenblätter besaßen etwa zwei Drittel der Länge des Fruchtknotens; die Staubgefäße waren noch kürzer, enthielten aber in ihren Antheren normal gestaltete Pollenkörner.

Diese Thatsachen, sowie die unter *Melandryum album* angeführten, gewähren ein besonderes Interesse deshalb, weil die Blüthen dieser Species sich nur während der Abend- und Nachtstunden öffnen.

Zu erwähnen bleibt noch, dass man die Blüthen mit unentwickelter Krone gegen Schluss der Blüthezeit, während der kurzen Tage des Spätherbstes, auch im Freien leicht beobachten kann. Die Ursache ihres Entstehens um diese Zeit ergibt sich aus unsern Versuchen ohne Weiteres.

#### *Petunia violacea* Lindl. form.

Bei dieser Pflanze sei nur eines Versuches gedacht, der ihre hohe Anpassungs-Fähigkeit an verminderte Beleuchtung darthut. In der Entfernung von  $\frac{1}{4}$ —1 m vom offenen Fenster des Ostzimmers aufgestellt, liessen die Stöcke ihre Blüthen und die sämtlichen entwickelteren Knospen rasch abfallen. Nachdem sie aber 2—3 Wochen an ihren Orten gestanden waren, erzeugten sie neue Blüthen, die annähernd normale Grösse, aber weit minder satte Färbung besaßen, als sie den unter gewöhnlichen Bedingungen entstandenen eigen war. Solche Blüthen bildeten sich auch noch an den Objecten, als diese bis zu mehr als eines Meters Entfernung vom Fenster abgerückt und damit einer Beleuchtung ausgesetzt waren, in der die Internodien stark etiolirten.

#### Rückblick und Schlussbetrachtung.

Die wichtigeren Ergebnisse der im Vorstehenden mitgetheilten Untersuchungen sollen nunmehr kurz zusammengefasst und mit einigen allgemeinen Erörterungen verwoben werden.

Um ihre Blüthenbildung in normaler Weise vollziehen zu können, bedarf die Pflanze einer Beleuchtung, die unter ein gewisses unteres

Maass nicht sinken darf, deren Stärke aber bei den verschiedenen Arten sehr ungleich ist. Schatten- und Sonnenpflanzen bedürfen verschiedener Helligkeit zur Erfüllung derselben Function und das Gleiche gilt, wenn auch in geringerem Grade, von den Arten der beiden Gruppen. So bringt *Impatiens parviflora*, eine Schattenpflanze, vollständige Blüthen noch bei einer Beleuchtung hervor, bei der *Malva vulgaris*, eine Sonnenpflanze, kaum noch Knospen erzeugt. Und von den beiden Sonnenpflanzen *Mimulus Tilingi* und *Malva vulgaris* bildet jene unter der Beleuchtung des Gewächshauses noch Blüthen von normaler Grösse, während diese nur solche von etwa halbem normalem Umfange erzeugt.

Lässt man die Beleuchtung unter das erforderliche Maass allmählich sinken, so nimmt die Grösse der ganzen Blüthe oder einzelner ihrer Theile ab, bis von einer gewissen Grenze an die Blüthenbildung gänzlich still steht. Dem völligen Aufhören der Blüthenzeugung geht bei manchen Arten ein Stadium voraus, in dem zwar noch die Knospen angelegt werden, aber im frühen Jugendalter zu Grunde gehen. Die Intensität der Beleuchtung, die jene untere Grenze darstellt, ist für die verschiedenen Arten wieder sehr ungleich.

Der Einfluss der verminderten Beleuchtung äussert sich in erster Linie an der Krone. Bei einigen Arten, wie *Melandryum album* und *rubrum* und *Silene noctiflora*, bleibt sie auf frühem Knospenzustande stehen, während Kelch-, Staub- und Fruchtblätter normale Grösse erreichen. Bei anderen nehmen zwar sämtliche Theile der Blüthe an Grösse ab, so bei *Mimulus Tilingi*; die eigentlichen Geschlechtsorgane erweisen sich dabei aber weniger vom Licht abhängig als die Krone.

Das eben bezeichnete Verhältniss, das relativ rasche Schwinden der Blumenkrone und die grössere Widerstandsfähigkeit der Sexualorgane, ist teleologisch wohl zu verstehen. Der Schau- und Lockapparat wird überflüssig, sobald, wie es unter der geringen Beleuchtung geschieht, der Insecten-Besuch ausbleibt und die Blüthe auf Selbstbefruchtung angewiesen ist.

Während sich die Blüthen der einen Arten bei vermindelter Beleuchtung stets öffnen, selbst dann, wenn eine Verkleinerung der Krone oder der ganzen Blüthe eingetreten, bleiben sie bei anderen geschlossen. Das letztere geschieht besonders bei solchen Formen,

die Neigung zur Kleistogamie haben, wie *Stellaria media*, oder eigentlich kleistogame Blüten erzeugen, wie *Linaria spuria*. In diesen Fällen hat es der Experimentator in seiner Gewalt, ausschliesslich durch ungleiche Beleuchtung kleistogame oder chasmogame Blüten entstehen zu lassen.

Die sämtlichen vorgeführten Thatsachen, besonders die zuletzt genannten, werfen einiges Licht auf die Entstehung der kleistogamen Blüten. Offenbar deutet alles darauf hin, dass zunächst äussere Ursachen, in erster Linie mangelhafte Beleuchtung, ihre Bildung herbeigeführt haben. Pflanzen, wie *Stellaria media*, *Lamium purpureum* u. A., zeigen dies augenscheinlich. Hier haben wir nur eine Blütenform, die sich je nach den Bedingungen bald so, bald so gestaltet. Einen Schritt weiter gehen Arten, wie *Linaria spuria*. Bei dieser werden an demselben Stock zweierlei, jedoch nur wenig von einander abweichende Blüthengestalten erzeugt, dem hellen Licht exponirte chasmogame und dem Schatten oder dem Dunkel ausgesetzte kleistogame. Der ganze Bau der letzteren führt zu der Annahme, dass die Kleistogamie hier erst im Werden begriffen ist. Vielleicht bilden sich bei dieser Art im Laufe der weiteren Entwicklung einst ebenso ausgesprochen kleistogame Blüten, wie wir sie heute bei *Viola*-, *Impatiens*- und anderen Arten beobachten. Vom teleologischen Standpunkte aus betrachtet, erscheint ein solcher Vorgang höchst wahrscheinlich, denn es lässt sich nicht verkennen, dass die verhältnissmässig grosse Krone der Blüthe eine wohl zu ersparende Menge Nahrung beansprucht, indess sie zugleich beim Wachsthum im Boden ein Hinderniss darstellt. Nichts steht aber im Wege, sich die ausgebildete Kleistogamie der vorhin erwähnten Pflanzen thatsächlich auf solche Weise entstanden zu denken. Und dass das Licht dabei von maassgebender Bedeutung gewesen, dafür spricht ausser unsern Versuchen auch der Umstand, dass manche Arten noch heute ihre kleistogamen Blüten in das Dunkel des Erdbodens, des Moores oder abgefallenen Laubes versenken.

Einige der in unserer experimentellen Untersuchung gewonnenen Erfahrungen lassen sich vielleicht auch für die Ausbildung unserer Vorstellungen über die Entstehung zygomorpher Blüten verwenden. In meinem Aufsatz<sup>1)</sup> über die Ursachen der Zygomorphie habe ich

1) Bald nach der Veröffentlichung dieses Aufsatzes erschien eine Mittheilung von Focke unter dem Titel: „Die Entstehung des zygomorphen Blüten-

eine Reihe von Thatsachen mitgetheilt, die die Annahme begründen, dass bei der Entstehung dieser Gestalten der Schwerkraft eine wesentliche Rolle zukomme. Man braucht nur anzunehmen, dass die Zygomorphie der Lage erblich befestigt worden sei, und es ist die Zygomorphie der Constitution gegeben. Die Blüthen solcher Arten, wie *Amaryllis formosissima*, veranschaulichen einen derartigen Vorgang unmittelbar. In jenen früheren Untersuchungen konnte ein formgestaltender Einfluss des Lichtes nicht nachgewiesen werden. Die nunmehr mitgetheilten Beobachtungen lehren jedoch, dass auch dieses Agens eine gewisse Bedeutung hat, die zwar bisher sicher nur für *Mimulus Tilingi*, als wahrscheinlich auch für *Tropaeolum majus* festgestellt werden konnte. Sie besteht darin, dass bei verminderter Beleuchtung die obere Lippe allmählich verkleinert und schliesslich zum Schwinden gebracht wird. Hierbei interessiren zwei Dinge: erstens der Einfluss wechselnder Helligkeit, zweitens und ganz besonders der Umstand, dass die Oberlippe sich als der schwächere, hinfällige, die Unterlippe als der widerstandsfähigere Theil erweist. Diese Thatsache gewinnt um so mehr Bedeutung, wenn man erwägt, dass in der grossen Reihe der zygomorphen Blüthen die Unterlippe in der Regel das reicher ausgestattete und grössere Gebilde ist, dem gegenüber die Oberlippe mehr oder minder zurücktritt. Es sei hier nur an die Formenreihe der Labiaten erinnert, die mit Gestalten wie *Salvia* beginnt und mit *Ajuga* und *Teucrium* endet. Wir haben nun Grund zu der Annahme gewonnen, dass direct wirkende Ursachen, äussere und vielleicht auch innere, das Kleinerwerden der Oberlippe hervorgerufen haben.

In teleologischer Hinsicht erscheint ein solcher Vorgang wohl begreiflich. Die nähere Betrachtung der mancherlei zygomorphen Blüthen lehrt, dass die untere Lippe in ökonomischer Beziehung ungleich wichtiger ist als die obere. Jene zieht durch Gestalt und Farbe die Insecten an und dient ihnen vor Allem als Stützorgan. Anders die Oberlippe. Sieht man von den Fällen ab, in denen sie, wie bei *Salvia*, eine schützende Hülle für die Geschlechtsorgane darstellt, so dürfte sich ihre Aufgabe in den meisten Fällen auf die

---

baues" (Oesterr. botan. Zeitschrift, Jahrgang 1887, No. 4 u. 5). Diese Arbeit zeigt eine Reihe von Berührungspunkten mit meinen früheren Untersuchungen, worauf ich hier noch nachträglich hinweisen will.

eines Lock- und Schau-Apparates beschränken. Doch wäre noch zu erweisen, dass zu diesem Zweck die hohe Ausbildung erforderlich ist, die sie in der That in vielen Fällen besitzt. Bei unserer *Mimulus*-Art würden die Insecten zweifellos auch dann die Blüthen besuchen, wenn deren Oberlippe nur die Hälfte ihrer Grösse oder selbst noch weniger besässe.

Vielleicht liegt aber der Nutzen der Oberlippe auf anderem Gebiete. Betrachtet man die jungen Entwicklungs-Zustände, so findet man, dass die obere Lippe im Wachsthum voraneilt und die untere nebst den Staubblättern und dem Fruchtknoten umschliesst (Taf. VIII, Fig. 9 u. 6). Hiernach könnte sie als Schutzhülle dienen und zwar um so mehr, als der Kelch die Krone doch nur sehr locker umschliesst.

Endlich freilich wäre auch noch möglich, dass der Oberlippe keine besondere derartige Aufgabe zukommt, und dass sie lediglich aus correlativen Gründen entsteht. Hierüber Vermuthungen anzustellen, dürfte sich jedoch nicht verlohnen.

In den eben gegebenen Ausführungen ist versucht worden, den Ursprung der Kleistogamie sowohl als der Zygomorphie auf direct wirkende äussere Ursachen zurückzuführen. Damit soll keineswegs gesagt sein, dass die natürliche Zuchtwahl ohne alle Bedeutung für die fraglichen Vorgänge gewesen sei. Wir meinen nur, dass sie immer erst secundär eingreife, erst dann eingreifen könne, wenn der Körper in Folge der Wirkung directer physiologischer Ursachen eine Gestalt angenommen hat, die von Nutzen für den Haushalt des Individuums ist und nun durch Selection erhalten werden kann. Jenen Ursachen nachzugehen, ist gegenwärtig Aufgabe der exacten Forschung. Es will uns scheinen, als sei in der Zuchtwahl-Speculation auf dem Gebiete der Blüthen-Theorie mehr als genug geschehen, und als sei manches des darin Geleisteten von ephemerer Bedeutung.

Zum Schluss sei noch einmal auf die merkwürdige Thatsache hingewiesen, dass bei *Linaria spuria* die chasmogamen zygomorphen Blüthen die Fähigkeit der Orientirung zum Erd-Radius theilweise, die kleistogamen dagegen völlig verloren haben. Dieses Vermögen erlischt ferner bei den Blüthen gewisser Arten, wie *Impatiens parviflora*, sobald ein gewisser Grad von Kleinheit erreicht ist.



## II.

Im ersten Abschnitte der Arbeit zeigten wir die Abhängigkeit der Blütenbildung und -Gestaltung der Pflanze von der ihr zu Theil werdenden Beleuchtung; das dabei eintretende Verhalten der Objecte in vegetativer Beziehung wurde nur nebenher berührt. Diesem Gegenstande wollen wir uns nunmehr zuwenden, und näher festzustellen versuchen, welchen Einfluss die Herabsetzung oder gänzliche Unterdrückung der geschlechtlichen Thätigkeit der Pflanze auf deren vegetatives Leben ausübt. Naturgemäss kann es sich bei dieser Untersuchung nur um solche krautige Formen handeln, die im normalen Laufe ihres Lebens alljährlich blühen und Früchte bringen, bei denen die Blüten- und Fruchterzeugung nie fehlende Glieder im Lebens-Cyclus darstellen. Bekannt ist zwar, dass sich, — von den auf vegetativem Wege vermehrten Kulturpflanzen ganz abgesehen, — verschiedene einheimische perennirende krautige Arten auf ungeschlechtliche Weise fortpflanzen. Allein bei ihnen, es sei nur an *Ficaria ranunculoides* und *Lysimachia Nummularia* erinnert, ist die Blütenbildung selbst nicht gehemmt; sie erzeugen ihre Geschlechtsorgane und vollenden insofern den Kreis ihrer Entwicklung. Wenn dabei in der Regel keine Fruchtbildung folgt, so beruht dies auf besonderen innern oder äussern Ursachen, die aber, soweit wir wissen, keinen nachtheiligen Eingriff in das Leben der Objecte bedeuten.

Dass die bezeichnete experimentelle Untersuchung mit Schwierigkeiten kämpft, leuchtet ohne Weiteres ein. Die Beleuchtung, welche bei manchen Arten die Blütenbildung hemmt, reicht nicht mehr aus, um die zum vegetativen Leben erforderlichen Processe in genügender Weise zu unterhalten. Es treten leicht pathologische Erscheinungen auf, die höchstens ein bedingtes Urtheil gestatten. Aus diesem Grunde sind zahlreiche Arten zum Experiment nicht zu gebrauchen. Beim Suchen nach geeigneten Objecten fiel mir schon vor Jahren eine Pflanze in die Hände, die sich zur Beantwortung der uns hier beschäftigenden sowohl, als mancher andern Fragen vorzüglich eignet: der schon im ersten Theile unsrer Arbeit eingehend behandelte *Mimulus Tilingi*. Bei dieser Art verläuft das vegetative Leben in günstiger Weise auch bei einer Beleuchtung,

die zur Blütenbildung nicht mehr ausreicht, eine Eigenschaft, zu der sich noch andere für uns wichtige gesellen.

Es erscheint unerlässlich, der experimentellen Untersuchung einige Bemerkungen über die Wachstumsweise der genannten Pflanze unter normalen Verhältnissen voranzusenden.

Ihr Vegetations-Körper besteht aus einem System auf dem Boden hinkriechender, vielverzweigter, rasch wachsender Sprosse, die reichlich Adventiv-Wurzeln bilden und dicht mit kurzgestielten Blättern besetzt sind. Wird die Pflanze im Topfe gezogen (Taf. X, Fig. 2), so wachsen die Sprossenden häufig über den Rand hinaus und halten dabei gewöhnlich horizontale Richtung ein, krümmen sich dann aber abwärts. Doch kommt es nicht selten vor, dass sie gleich von Anfang an nach unten wachsen. Gegen den Schluss der Vegetations-Periode werden die Internodien kürzer, und die nun rasch aufeinander folgenden Blätter stellen dem Boden angeschmiegte, rosettenähnliche Bildungen dar. Im Frühjahr bei steigender Temperatur erheben sich die Scheitel dieser Sprosse und gestalten sich zu Blütenständen. Unter der Blüten-Region führt die Achse meist 4—6 Blattpaare mit ganz kurzen vegetativen Sprossanlagen. Der Blütenstand selbst beginnt je nach der Stärke der Pflanze mit Seitenblütenständen, oder gleich mit Einzelblüthen. Nach der Fruchtreife stirbt der Blütenstand und der auf ihr folgende untere Theil der aufrechten Achse bis auf den Boden ab; nur hier und da kommt es vor, dass dieser untere Theil bis in den Herbst frisch bleibt und seine Achselsprosse zu horizontalen oder hängenden Laubsprossen heranwachsen. Die Tracht einer solchen Pflanze gewährt ein eigenthümliches Interesse.

Die Vermehrung des *Mimulus Tilingi* ist sehr ergiebig und zwar sowohl in vegetativer als geschlechtlicher Hinsicht. Ueber das Verhältniss der beiden Fortpflanzungsarten zu einander sei hier nach den zahlreichen Beobachtungen, die ich im Laufe der Jahre angestellt, Folgendes bemerkt.

Lässt man im Frühjahr den einzelnen Spross unter normalen Bedingungen zum Blühen gelangen, so bildet er der Regel nach zunächst keine oder nur schwache kriechende Triebe (Taf. X, Fig. 1). Erst dann, wenn die Blüthezeit dem Ende naht, und mehr noch nach derselben, beginnt am Boden die Bildung der horizontalen Sprosse. Diese sind häufig anfänglich rhizomartiger Natur, die sich

darin offenbart, dass sie verlängerte Internodien und kleine Laubblätter besitzen. Erst später gehen aus den Scheiteln und Achselsprossen dieser Bildungen die gewöhnlichen, mit grösseren Laubblättern besetzten kriechenden Triebe hervor. An Sprossen, die nicht zum Blühen gelangen, werden jene rhizomartigen Triebe in der Regel nicht erzeugt; an ihnen beobachtet man vorwiegend die grossblättrigen Formen. Die Bildung und das Wachsthum der letzteren findet an den zum Blühen gelangten Pflanzen hauptsächlich erst im Nachsommer und im Herbst statt, und es gilt daher für diese Pflanze die Regel, dass die Höhenpunkte ihres geschlechtlichen und vegetativen Lebens nicht zusammenfallen, sondern sich gewissermassen ablösen. Man erhält den Eindruck, als reiche die Kraft der Pflanze nicht aus, gleichzeitig nach zwei Richtungen thätig zu sein. Es sei hierbei auf die bekannte Thatsache, eine der sogenannten Compensations-Erscheinungen, hingewiesen, dass Pflanzen, denen eine besonders ausgiebige Vermehrung eigen ist, sich gewöhnlich nur auf die eine oder andere Art, auf die vegetative oder die geschlechtliche, beschränken. Unter Verzicht auf die Anführung von Einzelheiten verweisen wir hier lediglich auf die ausgezeichnete Behandlung, die Darwin<sup>1)</sup> diesem und verwandten Gegenständen hat angedeihen lassen. Er betrachtet es als wahrscheinlich, dass solche Pflanzen nicht die genügende Lebenskraft oder organisirte Substanz („vital power or organised matter“) besitzen, um nach den beiden Richtungen thätig sein zu können.

Nach diesen Vorbemerkungen über das Wachsthum der Pflanze kehren wir zunächst zu einigen im ersten Abschnitt mitgetheilten Versuchen zurück. Stellt man, wie dort ausgeführt, Pflanzen, die zu blühen begonnen haben, in geringer, jedoch so grosser Entfernung vom Fenster auf, dass die gebotene Lichtmenge zum Blühen nicht mehr ausreicht, so beginnen sie an ihren aufrechten Theilen statt der Blüthen vegetative Sprosse zu bilden. Dieser Gegenstand bedarf noch einer etwas näheren Erörterung, als sie ihm früher zu Theil wurde.

Unter den neuen Bedingungen fangen die Sprossanlagen der unterhalb des Blüthenstandes bis zur Erdoberfläche stehenden Blätter

---

1) Darwin, Ch., *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, II. Ed., London 1885, Vol. II, p. 146 ff.

an, sich zu entwickeln (Taf. X, Fig. 3). Die auf der vorderen und auf der rechten und linken Längsseite stehenden haben anfangs meist horizontale, später abwärts geneigte Richtung, während die der hinteren Seite angehörnden sich entweder etwas erheben oder nach unten richten und dabei durch Torsion und einseitiges Wachsthum in günstigere Lichtlage gelangen, als sie ihnen ihr Ursprungsort gewährt. Hierbei sei erwähnt, dass die Spitzen solcher Triebe auch unter verhältnissmässig geringer Beleuchtung häufig noch negativen Heliotropismus zeigen, ein Punkt, auf den an anderem Orte näher eingegangen werden soll. — Etwas abweichend ist das Verhalten der oberen, dem Blütenstande näheren Triebe. Sie wachsen geneigt empor und erzeugen an ihren Scheiteln Blütenstände, die aber, wie der primäre, in der Entwicklung stehen bleiben und keine Blüthen zur Ausbildung bringen. Aus den Achseln der unteren Bracteen aber und der Laubblätter unterhalb der Blütenstände gehen an diesen Trieben vegetative Sprosse mit abwärts geneigter Richtung hervor.

Ist die Beleuchtung so gering, dass das Wachsthum der Blütenstände früh stillsteht, so findet in der Regel in den Achseln der Bracteen keine oder nur geringe Laubsprossbildung statt; lediglich unterhalb derselben entstehen grössere Laubtriebe. Anders, wenn die Helligkeit zu solcher Höhe gesteigert ist, dass, wie früher ausgeführt, die Blütenstände sich zwar weiter entwickeln können, ohne aber doch normale Blüthen zu erzeugen. Dann entstehen in den Achseln der Bracteen von unten nach oben an Länge abnehmende, hängende Laubsprosse. Selbst an den äussersten Enden von Blütenständen, die eine Länge von 50 cm und mehr erreicht hatten, traten diese Triebe noch auf, an Orten also, an denen sie sich unter normalen Verhältnissen niemals bilden. Derartige Pflanzen gewähren höchst seltsame Bilder, auf deren nähere Beschreibung wir hier aber um so mehr verzichten wollen, als sie an anderem Orte und in anderem Zusammenhange gegeben werden wird. Unsere Fig. 3 auf Taf. X zeigt einen Fall, in dem der Hauptblütenstand, *a*, früh in der Entwicklung stehen geblieben ist, bei dem aber die Seitenblütenstände, die wieder nicht zur Ausbildung gelangt sind, *a, a,*, kurze vegetative Sprosse erzeugt haben. Auch die Seitentriebe unterhalb des primären Blütenstandes haben versucht, Blütenstände zu bilden, *a, a,*, die ebenfalls auf frühem Stadium stehen geblieben und

unter denen nun lange, hängende Sprosse entstanden sind. — Fig. 4 stellt das Seitenglied eines Blütenstandes dar, der 70 cm Höhe erreicht und bis an seinen Scheitel hängende Sprosse erzeugt hatte; der abgebildete Blütenstand besitzt deren an seiner Basis, aber auch dicht unter seinem Scheitel.

Ausdrücklich sei noch hinzugefügt, dass alle diese hängenden Triebe nicht etwa krankhafter Natur sind, sondern dass sie bei verhältnissmässig raschem Wachsthum freudig grüne Farbe zeigen. Vergleicht man die gesammte Entwicklung dieser Pflanzen mit der von solchen, die unter normalen Bedingungen blühen, Früchte bringen und kriechende Sprosse erzeugen, so erscheinen sie ungleich grösser an Umfang. Die sonst den Blüten und Früchten zufließende reiche Nahrung ermöglicht bei ihnen ein bedeutend gesteigertes vegetatives Wachsthum.

Nach dem Gesagten wird bei unserem *Mimulus* durch Herabsetzung der Beleuchtung auf ein gewisses Maass unter die normale die eine grosse Seite der Lebensthätigkeit, die geschlechtliche, gehemmt, dafür aber das vegetative Leben gesteigert und, was besonders wichtig ist und so auffallend nur bei dieser Art beobachtet wurde, in der Blüten-Region selbst die Bildung der vegetativen Triebe hervorgerufen. Die letzteren treten hier also an die Stelle der Blüten, eine gewiss merkwürdige Thatsache. Die Pflanze hat somit eine besondere Empfindlichkeit gegen Lichtunterschiede, sie reagirt auf relativ mässige Differenzen mit tiefgreifenden Aenderungen ihrer wichtigsten Lebens-Functionen.

Unsere Untersuchungen lehren uns ferner die nicht unwichtige Thatsache, dass die Achse des Blütenstandes, obwohl durch ihr ganzes Wachsthum, durch die Form der Bracteen ausgezeichnet, und unter normalen Verhältnissen bestimmt, nur der geschlechtlichen Vermehrung zu dienen, doch ein Organ darstellt, das zu diesem Zwecke nur erst theilweise specifisch ausgebildet ist. Eine geringe Herabsetzung der Beleuchtung genügt, um zu veranlassen, neben den nicht zu vollendeter Entwicklung gelangenden Blüten vegetative Sprosse zu erzeugen, eine der Teratologie angehörende Thatsache, deren Ursache hier nachgewiesen wurde. Derartige Erscheinungen sind in der freien Natur bei verschiedenen Pflanzen als vereinzelte abnormale Vorkommnisse beobachtet und wiederholt beschrieben worden. Mir ist aber nicht bekannt, dass man jemals deren Ursachen

nachgegangen wäre. In naher Verwandtschaft dazu stehen ferner die bekannten Fälle<sup>1)</sup>, in denen, wie bei *Allium*-, *Poa*-Arten u. s. w., im Bereich der Blütenstände vegetative Knospen hervorgebracht werden. Hier freilich kann verminderte Helligkeit nicht die Ursache der Anomalie sein, da diese ja auch bei intensiver Beleuchtung auftritt. Bis zu besserer Kenntniss der Ursachen dieser Erscheinungen ist vielleicht die Vorstellung erlaubt, dass die Vorfahren der fraglichen Pflanzen einst lange Zeit einer ihnen nicht völlig genügenden Beleuchtung ausgesetzt gewesen seien und darunter die uns beschäftigenden Eigenschaften angenommen und erblich so weit befestigt haben, dass diese auch dann nicht schwanden, als die äusseren Bedingungen wieder normales Wachsen und Blühen gestatteten.

Die eben beschriebenen Versuche lassen noch eine kleine, nicht unwichtige Aenderung zu.

Wir setzten bisher solche Objecte der verminderten Beleuchtung aus, deren Blütenstände schon mehr oder minder weit entwickelt waren. Es ist nunmehr der Versuch mit Pflanzen anzustellen, die ihre Hauptachsen schon erhoben, aber an den Scheiteln noch keine Blütenstände gebildet haben.

Nachdem aus zwei, einzeln in Töpfe gesetzten starken Sprossen aufrechte Achsen von 5—6 cm Höhe hervorgegangen waren, die, von ihrer Richtung und den längeren Internodien abgesehen, noch vollständig Laubsprossnatur besaßen, wurden sie im Ostzimmer am geschlossenen Fenster so aufgestellt, dass sie nicht direct von den Sonnenstrahlen getroffen wurden. Unter diesen Bedingungen wuchsen die Hauptachsen noch um ein Geringes empor, krümmten sich dann aber nach der Fensterseite hin abwärts und entwickelten sich in dieser Richtung weiter. Unterhalb und an der Krümmungsstelle bildeten sie stärkere Seitensprosse, die ebenfalls abwärts wuchsen. In den Blattachseln der sämtlichen abwärts gerichteten Triebe entstanden kurze Seitensprosse, deren Richtung der der Muttersprosse gleich. Die Blätter jedes Triebes, der Anlage nach in vier Zeilen stehend, ordneten sich regelmässig zu zwei Reihen an und gelangten damit in die zweckmässigste Lichtstellung. Bis zum Herbst bildeten die sämtlichen hängenden Triebe der Pflanze ein auf der Licht-

---

1) Eine Zusammenstellung solcher Fälle giebt Kerner in seinem „Pflanzenleben“, Bd. II, S. 450.

seite einseitig entwickeltes schirmförmiges Gebilde von so seltsamer Gestalt, dass der nur mit der normalen Form der Art vertraute Beobachter Mühe hatte, sie als zur Spezies gehörig zu erkennen. — Aus dem unteren Theile der Hauptachse gingen zarte, auf dem Boden hinkriechende, mit kleinen Blättern besetzte Sprosse hervor, die sich vielfach verzweigten und schliesslich die Oberfläche der Erde des Topfes völlig bedeckten. Leider starben die sämtlichen oberen Theile der Pflanzen im Winter ab; dasselbe thaten die kleinen Sprosse am Boden, nachdem sie im Kalthause an ihren Scheiteln stärkere kriechende Triebe mit grösseren Laubblättern hervorgebracht hatten.

Wie in allen früheren Versuchen, so wiesen die Objecte auch in diesem individuelle Verschiedenheiten auf. Als das Experiment im nächsten Jahre mit mehreren Pflanzen wiederholt wurde, zeigten diese in der Hauptsache das früher beobachtete Verhalten, vereinzelt aber kamen Abweichungen vor, von denen eine der Erwähnung werth sein dürfte.

Die beinahe aufrechte Achse der Pflanze hatte beim Beginn des Versuches 6 cm Höhe. Unter der am geschlossenen Ostfenster herrschenden Beleuchtung nahm der Zuwachs der Hauptachse zunächst horizontale Stellung an, und bildete in der Krümmungs-Region abwärts gerichtete Seitentriebe. Später aber erhob sich der Scheitel und wuchs rasch empor. Dass er sich zum Blüthenstande gestalten wolle, verrieth das Auftreten von Bracteen, die sich aber durch ihre ungewöhnliche Grösse und ihr dunkles Grün von den normalen Formen unterschieden. In den Achseln dieser Blätter traten Blüthenknospen auf, von denen jedoch die der ersten sechs Blatt-paare früh zu Grunde gingen. Vom siebenten Blatt an erreichten sie weitere Ausbildung. Zunächst trat nur die Narbe aus dem Kelch hervor; dann folgten Blüthen, an denen sich auch die Unterlippe ausbildete; weiter solche, an denen auch die Oberlippe zum Vorschein kam, bis schliesslich die normale Gestalt erreicht war. Diese wurde dann auf längerer Strecke beibehalten. Doch blieb die Grösse stets unter der normalen; der Median-Durchmesser betrug 20—22 mm bei einem Längen-Durchmesser von 19—20 mm. Ihre Farbe war auffallend sattgelb. Nachdem zwölf solcher Blüthen erzeugt waren, entstanden wieder, wie anfangs, die mangelhaft ausgebildeten, jetzt aber in umgekehrter Folge, bis weiterhin die Knospen in frühem Jugendzustande abstarben.

Vom vierten Blattpaare an erzeugte der Blüthenstand auch hängende vegetative Sprosse, deren Bildung sich nach oben fortsetzte. Die unteren erreichten bis zum Herbst eine Länge von 12 cm; ihnen schlossen sich die nach oben folgenden mit allmählicher Längenabnahme an. Der Schirm von Laubsprossen unterhalb des Blüthenstandes hatte hier aus naheliegenden Gründen einen beträchtlich geringeren Umfang, als in den Fällen, in denen kein Blüthenstand zur Ausbildung gelangte.

In den bisher ausgeführten Versuchen wurde den Pflanzen noch gestattet, ihre Blüthenstände zu bilden und die Blüthen selbst, wenn auch nur als Anlagen, hervorzubringen. Dem Triebe nach sexueller Zeugung war also insoweit Spielraum gewährt, als wenigstens die Anlage der Organe möglich war. Wir gelangen nunmehr zur Beantwortung der weiteren Frage, ob sich nicht auch die Erzeugung dieser Anlagen unterdrücken, die Geschlechtlichkeit völlig auslöschen und das ganze Leben der Pflanze auf die vegetative Thätigkeit und Erhaltung beschränken lasse. Diese Frage ist zu bejahen, und zwar wurde die Aufgabe, die sexuellen Functionen zu unterdrücken, auf verschiedene Weise gelöst.

Das erste, sicher zum Ziele führende Verfahren bestand darin, dass Töpfe mit kräftigen Pflanzen während des ganzen Winters, Frühlings und Sommers bis gegen Ende der Blüthezeit in einem nach der Westseite des Instituts gelegenen, im Winter geheizten, Zimmer in der Nähe des geschlossenen Fensters gehalten wurden. Die den Objecten hier gebotene Lichtmenge war gering genug, um die Blüthenbildung zu hemmen. Dass es sich hierbei hauptsächlich um die Beleuchtung handelte, geht daraus hervor, dass Pflanzen, die während des Winters den gleichen Bedingungen ausgesetzt waren, normal blühten, sobald sie vom Frühjahr an am offenen Fenster desselben Zimmers aufgestellt wurden. Die ihnen daselbst während geraumer Zeit des Tages zu Theil werdende directe Sonnenbeleuchtung verursachte ihr normales Wachsthum.

Es dürfte nicht überflüssig sein, hierbei zu bemerken, dass der Grad der Beleuchtung, der den Pflanzen in dem der Westseite des Instituts angebauten Gewächshause durch das unter 40° geneigte Glasdach geboten wurde, zu normaler Blüthenbildung völlig genügte.



Um die sexuelle Thätigkeit zu hemmen, ist es aber nicht nothwendig, die Objecte während des ganzen Winters im Zimmer zu pflegen. Es reicht aus, die Töpfe vom März oder April an, d. h. bevor sie die aufrechten Sprosse erzeugen, an den genannten Ort zu stellen. Dann unterbleibt die Bildung der Blütenstände bei manchen Pflanzen ebenfalls. Wie sich von selbst versteht, geschieht dies auch, wenn man die Pflanzen am geschlossenen Fenster des Ostzimmers aufstellt.

Mit Hilfe des angegebenen Verfahrens gelang es, während eines Zeitraumes von nunmehr drei Jahren eine Reihe von Stöcken unserer Pflanze gar nicht mehr zum Blühen gelangen zu lassen. Sie erhielten sich lediglich durch vegetative kriechende Sprosse; von einer Neigung, aufrechte blühende Triebe zu bilden, liess sich in der Regel nichts erkennen.

Wir wollen nicht unterlassen, zu erwähnen, dass im Frühjahr vor beginnender Blüthezeit eine Anzahl von Objecten auch im Freien, und zwar an acht Orten, ausgepflanzt wurden, an denen sie mehr oder minder abgeschwächte Beleuchtung empfangen. Das Ergebniss war übereinstimmend mit dem im Vorstehenden beschriebenen. Je nach dem Grade der Helligkeit fand die Bildung von Blütenständen mit Blüten statt, oder es unterblieb die Erzeugung nur der letzteren oder auch der ersteren. Auf die Beschreibung alles Weiteren dürfen wir verzichten.

Welchen Einfluss aber übt die Unterdrückung der sexuellen Thätigkeit auf das vegetative Leben aus? Lässt sich ein solcher nachweisen? Auf diese Frage ist Folgendes zu antworten. Als die Schalen mit den Pflanzen während des ganzen Winters zum ersten Male in der verhältnissmässig trockenen Luft des Zimmers gehalten wurden, blieben diese auffallend frisch und kräftig. Sie entwickelten sich in horizontaler Richtung positiv heliotropisch nach der Fensterseite hin und bildeten nach und nach Seitentriebe, die theilweise über den Rand der Schalen hinwuchsen und wiederholtes Verpflanzen nothwendig machten. Die Seitensprosse zeigten negativen Heliotropismus. Die Form der positiv heliotropischen Hauptsprosse war gedrunken, ihre Internodien hatten nur geringe Länge. Als im Frühjahr das Wachsthum lebhafter wurde, gingen aus den Achseln aller, sowohl der Haupt- als der Nebensprosse, Seitentriebe hervor, welche die Gedrunkenheit der Gestalt dieser Pflanzen noch steigerten.

Gegen Ende der Blüthezeit erhielten die Pflanzen ihren Platz im Freien, wo sie der vollen Beleuchtung durch die Sonne ausgesetzt waren. Sie zeigten nunmehr keinerlei Neigung zum Blühen, sondern wuchsen ausschliesslich vegetativ weiter, bildeten reichlich Seitensprosse, deren Scheitel im Herbst wie die der Hauptachsen die früher beschriebenen rosettenartigen Bildungen erzeugten. Durch künstliche Theilung der Complexe wurde die Zahl der Schalen vergrössert, von denen einzelne fast nur junge, erst im Spätsommer und Herbst gebildete Sprosse führten. Am Schlusse der Vegetations-Periode waren diese Objecte von denen, die ihre Blüthen- und Fruchtbildung in normaler Weise hatten vollziehen können, nicht zu unterscheiden.

Beim Beginn des Winters wurde ein Theil dieser Pflanzen wieder in's Zimmer, die übrigen dagegen in's Kalthaus gestellt. Da zeigten nun am ersten Orte die Objecte ein ungleich geringeres Gedeihen, als im vorhergehenden Jahre. Sie wuchsen zwar, aber bedeutend schwächer, als früher. Vor Allem erwiesen sie sich als wenig widerstandsfähig gegen einen Pilz, der sie befallen und der nach und nach eine Anzahl von Sprossen zu Grunde richtete. Trotz dieser Uebelstände aber gelang es, einen Theil der Pflanzen durch den Winter und über die Blüthezeit hinaus zu bringen. Nachdem diese vorüber, wurden sie wieder normalen günstigen Bedingungen im Freien ausgesetzt. Hier erholten sie sich rasch, bildeten neue gesunde Triebe, die beim Beginn des Winters von denen gewöhnlicher Pflanzen wieder nicht zu unterscheiden waren.

Auch die im Kalthause aufgestellten Pflanzen boten gegen Schluss des Winters ein minder günstiges Aussehen dar, als die daneben stehenden normalen Objecte; doch waren die Unterschiede hier weniger sichtbar, als bei den Zimmerpflanzen. Vor dem Beginn der Blüthezeit wurde ein Theil von ihnen an dem geschlossenen Fenster des Ostzimmers aufgestellt und dadurch vor dem Blühen bewahrt. Später wurden auch sie in's Freie gebracht und der Kräftigung überlassen.

Als die Pflanzen auch im nächsten Winter denselben Bedingungen ausgesetzt wurden, wie in den beiden vorhergehenden, stellten sich wieder, und zwar in gesteigertem Maasse, Störungen im Wachsthum ein. Aber auch dieses Mal wurde ein Theil im Zimmer über den Winter und die Blüthezeit hinausgebracht. Doch

zeigte sich an einigen der schwächeren Exemplare eine Neigung zum Blühen darin, dass sich ihre Achsen erhoben und Blütenstände hervorbrachten, die aber auf ganz jugendlichem Entwicklungsstadium stehen blieben. Dies geschah an denselben Orten, an denen die Sprosse im vorhergehenden Jahre keine Neigung zum Blühen offenbart hatten. Diese Erscheinung ist vielleicht auf die alte Erfahrung der Pflanzenzüchter zurückzuführen, dass ein durch die Kultur geschwächter Organismus das Bestreben zu gesteigerter geschlechtlicher Vermehrung zeigt. Es braucht kaum gesagt zu werden, dass jene Objecte von den weiteren Versuchen ausgeschlossen wurden. Die lediglich vegetativ gebliebenen Pflanzen erhielten nach der Blüthezeit ihren Platz wieder im Freien und entwickelten bis zum Herbst eine Spross-Generation, die an Kräftigkeit einer normalen, wenn auch nicht völlig, so doch beinahe gleichkam.

Nach dem Verhalten der Objecte in den beiden letzten Jahren glaubte ich annehmen zu müssen, dass die Unterdrückung der geschlechtlichen Thätigkeit zu einer Schwächung des Organismus führe, und betrachtete es als wahrscheinlich, dass sie dieses Mal den Winter nicht überleben würden. Hierin aber hatte ich mich geirrt. Nicht bloss im Gewächshause, auch im geheizten Zimmer überstanden sie den Winter in gutem Zustande. Ihre ganze Verfassung lässt jetzt, während dieser Aufsatz abgeschlossen wird, keinen Zweifel darüber, dass sie auch während des Frühlings und Sommers die abnormen Lebensbedingungen ertragen und auf das Blühen verzichten werden. — Darnach unterliegt es keinem Zweifel, dass das schlechte Gedeihen der Objecte im zweiten und dritten Winter hauptsächlich durch die Pilze verursacht wurde, die in den Kulturen des letzten Herbstes zu unterdrücken gelang.

Es ist uns somit gelungen, die Sprosse unserer Pflanze sich während dreier Jahre nur auf vegetativem Wege fortpflanzen zu lassen, die geschlechtliche Thätigkeit gänzlich auszulöschen. Die Objecte lassen dabei, wie erwähnt, gegenwärtig keine Störungen erkennen, sondern sind vielmehr gesund und kräftig.

Blicken wir auf unsere Untersuchungen zurück, so ergibt sich also, dass wir durch blosse Herabsetzung der Beleuchtung jederzeit die Blütenbildung einer schon im Blühen begriffenen oder sich dazu anschickenden Pflanze hemmen, dass wir weiter aber auch die Erzeugung der Blütenstand-Anlagen, die Einleitung zur geschlecht-

lichen Thätigkeit, unterdrücken können. Im letzteren Falle erhalten sich die Pflanzen ausschliesslich durch Laubsprossbildung, und es ist das vegetative Wachsthum, wenigstens unter gewissen, oben angeführten Bedingungen, intensiver, als unter normalen Verhältnissen.

Nachdem wir den Einfluss der verschiedenen Helligkeitsgrade auf die Wachstumsformen unserer Pflanze nachgewiesen haben, entsteht die weitere Frage nach den einzelnen Vorgängen, die sich im Innern des Körpers unter dem Einflusse des Lichtes abspielen, und als deren sichtbare Producte sich eben jene verschiedenen Wachstumsformen darstellen. Auf die Erörterung dieses Problems soll hier nicht näher eingegangen werden, da die mancherlei auf seine Lösung gerichteten Bemühungen bisher zu keinem befriedigenden Ergebniss geführt haben. Gewisse, hier noch nicht zu beschreibende Versuche erregen jedoch Hoffnung auf eine wenigstens partielle Aufhellung der Sache. An dieser Stelle sei nur noch Folgendes erwähnt. Bekanntlich hat Sachs<sup>1)</sup> in neuester Zeit den Vorgang der Blütenbildung als eine Wirkung der ultravioletten Strahlen nachzuweisen gesucht, und im Anschluss an seine früheren, in der Einleitung citirten Arbeiten die Anschauung entwickelt, dass unter dem Einflusse jener Strahlen in den Laubblättern besondere Stoffe erzeugt werden, von deren Existenz die Entstehung der Blüten abhängig sei. Ohne näher auf diesen Gegenstand einzugehen, wollen wir hier nur hervorheben, dass bei der Beleuchtung, unter der die Blütenbildung des *Mimulus* völlig unterdrückt war, noch reichlich ultraviolette Strahlen auf die Objecte einwirkten, ein Umstand, der aus dem Verhalten einer Lösung von schwefelsaurem Chinin unzweifelhaft hervorging.

Dass die Blütenbildung mit der Thätigkeit der Laubblätter in engem Zusammenhange steht, ist durch Sachs bestimmt bewiesen worden; und es lässt sich für unser wichtigstes Versuchs-Object, *Mimulus Tilingi*, leicht zeigen, dass auch für dieses die allgemeine Regel gilt. Daneben aber ist zu bedenken, dass das Licht auch einen directen Einfluss auf die Blüthengestaltung ausübt. Es sei nur an das Verhalten der Blüten erinnert, die sich bei verminderter Beleuchtung nicht öffnen, wie die von *Stellaria media*; ferner an andere, die ihre Blumenblätter anlegen, aber nicht zu

---

1) Sachs, J., Arbeiten etc., Bd. III, S. 372 ff.

völliger Ausbildung bringen, wie die des *Melandryum* und der *Malva*. Sollte in diesen Fällen bloss die spezifische Substanz der Kronenblätter nicht in genügender Menge erzeugt werden, während das Material zu allen übrigen und besonders den wichtigsten, den Sexualorganen, gebildet wird? Und wenn an der *Mimulus*-Blüthe die Oberlippe schwindet, beruht dies nur darauf, dass lediglich die spezifische Substanz der Oberlippe fehlt? — Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich hier noch um andere Dinge, als um die Zufuhr bestimmter Nährstoffe.

Wir können diesen Aufsatz nicht schliessen, ohne auf die während der Ausführung unserer Untersuchungen erschienenen wichtigen Arbeiten von Klebs hinzuweisen. Bekanntlich hatten schon früher Rostafinski und Woronin<sup>1)</sup> gezeigt, dass die Formen des Wachstums und der Vermehrung der zierlichen Alge *Botrydium granulatum* in hohem Grade durch die äusseren Bedingungen bestimmt werden, unter die man das Object bringt. Eine neue Gestaltung erhielt dieses Problem durch die Untersuchungen Klebs'<sup>2)</sup>. Aus diesen geht hervor, dass bei *Hydrodictyon* und *Vaucheria* die Art der Vermehrung, ob durch Zoosporen oder durch Geschlechtsorgane, der Hauptsache nach von äusseren Bedingungen abhängt, deren Regelung in der Hand des Experimentators liegt. Besonders bei *Vaucheria*<sup>3)</sup> gelang es Klebs, ganz willkürlich geschlechtliche oder ungeschlechtliche Zeugung hervorzurufen. Auf die Einzelheiten der Untersuchung kann hier nicht eingegangen werden; nur darauf sei besonders hingewiesen, dass bei *Vaucheria* die Bildung der Geschlechtszellen nur unter dem Einfluss des Lichtes geschieht, während dieser für die Gameten-Bildung des *Hydrodictyon* nicht unbedingt erforderlich ist. *Vaucheria* stimmt sonach in ihrem Verhalten mit dem der höheren Pflanzen überein. Weitere Untersuchungen werden noch zu zeigen haben, ob die Algen in dieser Hinsicht untereinander überhaupt Verschiedenheiten aufweisen. Vielleicht ist die Annahme erlaubt, dass das Verhalten der *Vaucheria* dem der Mehrzahl entspreche

---

1) Rostafinski, A. und Woronin, M., Ueber *Botrydium granulatum*. Botanische Zeitung, Leipzig 1877, S. 649 ff.

2) Klebs, G., Ueber die Vermehrung von *Hydrodictyon utriculatum*. Flora, Marburg 1890, S. 351 ff.

3) Klebs, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*. Verh. d. naturforsch. Gesellschaft zu Basel, Bd. X, 1892, S. 45.

und das des Hydrodictyon nur eine Ausnahme darstelle. Wäre dies der Fall, dann liesse sich als allgemeine Regel aussprechen, dass die Bildung der Geschlechtsorgane bei höheren und niederen grünen Pflanzen an die Wirkung des Lichtes gebunden sei.

Aber auch, wenn diese Regel sich nicht allgemein bewahrheiten sollte, so dürften sich doch aus unserer Untersuchung Winke zur Erklärung mancher bisher räthselhaften Erscheinungen ergeben. Zu den schon im Text aus dem Gebiete der höheren Pflanzen ange-deuteten mag noch die Apogamie der Farne gefügt werden, die ja aller Wahrscheinlichkeit nach auch durch äussere Ursachen, vielleicht gerade durch Lichtmangel, hervorgerufen wird.

---

### Nachschrift.

Dem im vorstehenden Aufsätze Niedergelegten wollen wir nach-träglich, beim Abschlusse des Druckes, eine Bemerkung über die Pflanzen des *Mimulus Tilingi*, welche in drei Vegetations-Perioden nicht geblüht haben, hinzufügen. An den während des Winters im geheizten Zimmer gehaltenen Objecten lassen die gesammten Wachs-thumsverhältnisse mit Sicherheit annehmen, dass sie auch in diesem Jahre nicht blühen werden. Während die unter normalen Be-dingungen lebenden Objecte längst zur Anlage der Blüthenstände geschritten sind, einige schon die ersten Knospen zu entfalten be-ginnen, behalten an jenen die Hauptsprosse ihre horizontale Stellung unverändert bei und bilden in charakteristischer Weise in allen Blattachseln vegetative Sprosse. Sie sind, wenn auch nicht üppig, so doch kräftig genug, um keinen Zweifel an ihrer Erhaltung auf-kommen zu lassen.

Abweichend verhielten sich die Objecte, die ebenfalls während dreier Jahre nicht geblüht hatten, den letzten Winter hindurch aber im Kalthause aufbewahrt worden waren. Nachdem mehrere von ihnen im März an die Fenster des Ost- und Westzimmers gestellt waren, an denen die Pflanzen früher meist auf das Blühen verzichtet hatten, erhoben sie sich nach und nach und erzeugten Blüthenstände, deren Blüthen sich jedoch nicht entwickelten. Dieser Umstand legt

die Vermuthung nahe, dass die lange Unterdrückung des Blühens unsere Pflanze disponirt, endlich schon unter Bedingungen Blüthenstände zu bilden, die deren Erzeugung an normalen Pflanzen gewöhnlich nicht zulassen. Die weitere Untersuchung wird diesen Punkt noch aufzuhellen haben.

Das Verhalten der während des ganzen Winters im Zimmer gepflegten Pflanzen dürfte dadurch zu erklären sein, dass das in der Zeit der unter normalen Verhältnissen vorhandenen Ruhe-Periode stattfindende, unausgesetzte, langsame Wachsthum für die Pflanze eine, wenn auch äusserlich nicht sichtbare, Schwächung darstelle, die es im Frühjahr um so leichter macht, die Objecte vor dem Blühen zu bewahren.

Schliesslich noch eine literarische Bemerkung. In dem Abschnitt über *Viola odorata* wurde angegeben, dass von Kirchner (Flora von Stuttgart und Umgebung, S. 318) die kleistogamen Blüthen dieser Pflanze in bestimmten Zusammenhang mit den grosshülligen gebracht werden; sie sollen im August an den Ausläufern dann erscheinen, wenn die chasmogamen nicht befruchtet worden. Auf eine kürzlich bei persönlichem Zusammentreffen an ihn gerichtete Frage theilt mir Herr College Kirchner freundlich mit, dass jene Angabe von H. Müller herrühre, und dass er sie einem Referat über dessen Arbeit im botanischen Jahresbericht entnommen habe. In der That findet sich in der, in der Einleitung zu vorliegendem Aufsätze näher besprochenen Abhandlung Müller's (Kosmos I, Bd. 2, S. 137) eine Stelle, die aber nicht so bestimmt lautet, und deshalb von mir übersehen worden ist. „So haben wir Arten (von *Viola*), welche ihre grosshülligen Blüthen in der noch concurrenzfreieren ersten Frühlingszeit entfalten und in der Regel nur, wenn dieselbe durch besondere Ungunst der Witterung oder des Standorts verstreicht, ohne dass ein Kreuzungsvermittler sich einstellt, nachträglich kleistogame Blüthen hervorbringen (*Viola odorata*, *canina* u. A.), bisweilen jedoch auch schon gleichzeitig mit den grossen sich öffnenden, also ebenso, wie muthmasslich ihre Stammeltern.“ Auch in dieser Form ist die Angabe, soweit sie *Viola odorata* anbelangt, nicht zutreffend.

---

## Figuren-Erklärung.

### Tafel VIII.

Fig. 1. *Mimulus Tilingi*. Unter herabgesetzter Beleuchtung entstandene Blüthe mit einem medianen Durchmesser von 18 mm.

Fig. 2. *M. Tilingi*. Blüthe, an der die Oberlippe fast nicht mehr aus dem Kelche hervortritt.

Fig. 3. *M. Tilingi*. Normale Blüthe in der Vorderansicht.

Fig. 4. *M. Tilingi*. Blüthe, an der die Unterlippe noch eben über den Kelchrand vortritt, sich aber nicht mehr entfaltet.

Fig. 5. *M. Tilingi*. Blüthe ähnlich wie in Fig. 1, von der Seite dargestellt.

Fig. 6. *M. Tilingi*. Blütenknospe nach Entfernung des Kelches. Die Oberlippe umschliesst den ganzen oberen und mittleren Theil des Knospenkörpers.

Fig. 7. *M. Tilingi*. Blüthe, an der die Oberlippe nur in Gestalt kleiner Zipfel sichtbar ist; an der hervortretenden Unterlippe sind die Lappen schwach entwickelt.

Fig. 8. *M. Tilingi*. Kleine Blüthe mit stark reducirter Oberlippe; auch die Unterlippe ist abnorm gestaltet.

Fig. 9. *M. Tilingi*. Wie Fig. 6, jüngeres Stadium.

Fig. 10. *M. Tilingi*. Normale Blüthe in der Seitenansicht.

Fig. 11. *Linaria spuria*. Gestalt der normalen Blumenkrone.

Fig. 12. *L. spuria*. Krone mit etwas abweichender Form und aufrechter Stellung.

Fig. 13. *L. spuria*. Geschlossene Blüthe, unter herabgesetzter Beleuchtung gebildet.

Fig. 14. *L. spuria*. Krone einer kleinen, etwas missgebildeten kleistogamischen Blüthe, dem Boden entnommen.

Fig. 15. *L. spuria*. Normale Blüthe mit dem Kelche, die Unterlippe führt einen schmalen rothen Saum.

Fig. 16. *L. spuria*. Geschlossene Blüthe, im Spätherbst im Freien an einem oberirdischen Zweige erzeugt.

Fig. 17. *L. spuria*. Wie Fig. 16.

Fig. 18. *L. spuria*. Chasmogame Blüthe mit abnormaler Stellung.

Fig. 19. *L. spuria*. Kleistogame Blüthe, dem Boden entnommen.

Fig. 20. *L. spuria*. Wie Fig. 19.

Eig. 21. *L. spuria*. Wie Fig. 16.

Fig. 22 u. 23. *L. spuria*. Wie Fig. 13.

Fig. 24. *L. spuria*. Chasmogame Blüthe mit verkehrter Stellung.



- Fig. 25. *L. spuria*. Wie Fig. 19.  
 Fig. 26. *L. spuria*. Wie vorige.  
 Fig. 27. *L. spuria*. Wie Fig. 16.  
 Fig. 28. *L. spuria*. Wie Fig. 13, kleine, geschlossene Blüthe mit verkehrter Stellung.  
 Fig. 29. *L. spuria*. Büschel kleistogamischer Blüthen und Knospen.  
 Fig. 30. *L. spuria*. Wie Fig. 16.  
 Fig. 31. Kleistogame Blüthe von eigenthümlicher Gestalt.  
 Fig. 32. *L. spuria*. Wie Fig. 13.  
 Fig. 33. *L. spuria*. Kleine kleistogame Blüthe, ohne den Kelch gezeichnet.  
 Fig. 34. *L. spuria*. Blüthenanlage mit weit geöffnetem Kelche, spät im Herbst entstanden.  
 Fig. 35. *L. spuria*. Abnorme Blüthe, am Schluss der Vegetations-Periode gebildet. Vorderansicht.  
 Fig. 36. *L. spuria*. Wie vorige, Seitenansicht, nach Entfernung des vorderen Kelchblattes.  
 Fig. 37. *Linaria Elatine*. Normale chasmogame Blüthe.  
 Fig. 38, 39 u. 40. *L. Elatine*. Geschlossene Blüthen, spät im Herbst erzeugt.

## Tafel IX.

- Fig. 1. *Lobelia Erinus*. Normale Blüthe in der Vorderansicht.  
 Fig. 2. *Lamium purpureum*. Kleistogame Blüthe, unter verringerter Beleuchtung entstanden.  
 Fig. 3. *Tropaeolum majus*. Blüthe von normaler Grösse und Gestalt.  
 Fig. 4. *Lamium purpureum*. Halboffene Blüthe.  
 Fig. 5. *L. purpureum*. Normale Blüthe mit geneigt aufrechter Stellung.  
 Fig. 6. *Lobelia Erinus*. Kleine Blüthe, unter herabgesetzter Beleuchtung gebildet.  
 Fig. 7. *Lamium purpureum*. Wie Fig. 2.  
 Fig. 8. *Impatiens parviflora*. Kleine Blüthe mit verkehrter Stellung, unter verminderter Beleuchtung entstanden.  
 Fig. 9. *Lamium purpureum*. Normale Blüthe mit horizontaler Lage.  
 Fig. 10. *Impatiens parviflora*. Kleine Blüthe wie in Fig. 8, jedoch mit normaler Stellung.  
 Fig. 11. *Tropaeolum majus*. Unentwickelte Blüthe, im dunklen Raume entstanden.  
 Fig. 12. *T. majus*. Abnorm gebaute Blüthe, ebenfalls im Finstern gebildet.  
 Fig. 13. *Impatiens parviflora*. Normale Blüthe in der Vorderansicht.  
 Fig. 14. *I. parviflora*. Kleine Blüthe mit abnormaler Stellung, unter verringerter Beleuchtung gebildet.  
 Fig. 15. *I. parviflora*. Normale Blüthe in der Seitenansicht.

Fig. 16. *Lopezia coronata*. Kleine Blüthe, unter herabgesetzter Beleuchtung erzeugt.

Fig. 17. *L. coronata*. Wie vorige, Blüthe etwas grösser.

Fig. 18. *L. coronata*. Normale Blüthe in der Vorderansicht.

Fig. 19. *Malva vulgaris*. Blüthe, unter etwas herabgesetzter Beleuchtung gebildet.

Fig. 20. *M. vulgaris*. Blatt einer normalen, am hellen Tageslichte erzeugten Blüthe mittlerer Grösse.

Fig. 21. *M. vulgaris*. Völlig geöffnete normale Blüthe von radförmiger Gestalt.

Fig. 22. *M. vulgaris*. Geschlossen bleibende Blüthe, wie man sie im Sommer bei trübem Wetter und im Spätherbst findet.

Fig. 23. *M. vulgaris*. Normale Blüthe, trichterförmig geöffnet.

Fig. 24. *M. vulgaris*. Kronenblatt einer Blüthe von der in Fig. 23 dargestellten Form.

Fig. 25. *M. vulgaris*. Blüthe, unter denselben Bedingungen entstanden, wie die in Fig. 19 dargestellte.

Fig. 26 u. 27. *M. vulgaris*. Blüthen, unter stärker herabgesetzter Beleuchtung gebildet.

Fig. 28. *Melandryum rubrum*. Normale weibliche Blüthe.

Fig. 29. *M. album*. Normale weibliche Blüthe.

Fig. 30. *Malva vulgaris*. Kronenblatt der in Fig. 26 abgebildeten Blüthe.

Fig. 31. *Melandryum rubrum*. Weibliche Blüthe, unter verminderter Beleuchtung erzeugt.

Fig. 32 u. 33. *M. album*. Unter herabgesetzter Beleuchtung entstandene weibliche Blüthen, jüngeres und älteres Stadium.

Fig. 34. *Silene noctiflora*. Blüthe mit unentwickelten Kronenblättern, unter verringerter Beleuchtung gebildet.

#### Tafel X.

Fig. 1. *Mimulus Tilingi*. Blühende Pflanze, aus einem kräftigen Sprosse des vorigen Jahres hervorgegangen. Die kriechenden Triebe sind hier noch sehr kurz.

Fig. 2. *M. Tilingi*. Pflanze mit kriechenden Laubsprossen, die theilweise über den Topfrand abwärts gewachsen sind.

Fig. 3. *M. Tilingi*. Die Pflanze wurde, nachdem sie ihren Blüthenstand unter normalen Bedingungen angelegt hatte, einer verminderten Beleuchtung ausgesetzt. In Folge dessen ist der primäre Blüthenstand, a, im Wachsthum stehen geblieben; die Seitensprosse haben secundäre Blüthenstände angelegt, a, a, welche ebenfalls nicht zur Entwicklung gelangt sind. Weiter sind überall vegetative Triebe entstanden, die kürzeren aufrecht oder horizontal, die längeren abwärts gerichtet.

**Fig. 4. M. Tilingi.** Seitenglied aus einem grossen, unter herabgesetzter Beleuchtung entstandenen Blütenstande mit nicht zur Entwicklung gelangten Blüten. Der hier dargestellte Seitenspross hat an seinem Scheitel einen Blütenstand erzeugt, dessen Blüten ebenfalls unausgebildet blieben. Dafür sind oben und unten hängende Triebe hervorgebracht. Die natürliche Stellung des Sprosses war geneigt aufrecht.

Sämmtliche Figuren stellen die Körper in natürlicher Grösse dar, mit Ausnahme der Fig. 35 u. 36 auf Taf. VIII, welche die kleinen Blüten in doppeltem Umfange wiedergeben.

---

# **Studien über die Membranschleime vegetativer Organe.**

Von  
**Heinrich Walliczek.**

Mit Tafel XI—XIII.

---

## **Einleitung.**

### **Ueber das Vorkommen von Schleim im Pflanzenreich.**

Die Zahl der Arbeiten über Pflanzenschleime ist eine recht ansehnliche, und dennoch sind die näheren Details, besonders die Entstehung und Bedeutung der Schleime für die Pflanze noch mangelhaft erforscht; denn Pflanzenschleim tritt in mehreren Modificationen und wohl in allen Organen auf, im Zellinhalt oder in besonderen Schleimbehältern, oder als secundäre Wandverdickung oder endlich in Folge nachträglichen Verschleimens der Zellwand oder ganzer Zellgewebe.

Bei Schizophyten treffen wir Schleim in Form von Gallert-hüllen um die Zelle oder die Zellkolonie, hier dürfte es die Aussenwand der Membran sein, welche die Gallerte liefert (Nostocaceen, Gloeocapsa, Scytonema und Bacterien).

Auch Algen sind oft in eine Gallerthülle eingebettet (Desmidiaceen). Nach neueren Untersuchungen von Klebs<sup>1)</sup> entstammt

---

1) Klebs, Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten, Arbeit. des bot. Instituts in Tübingen, Bd. II, S. 333. Ueber Schleimbildung der Desmidiaceen, Biolog. Centralblatt 1885, S. 353.

diese Gallerte nicht der Umwandlung der Cellulosemembran und hat eine complicirte Organisation. Nach Hauptfleisch<sup>1)</sup> bestehen die Gallertbildungen der Desmidiaceen aus einzelnen Prismen oder Kappen, von denen jede einem Porus der Zellmembran aufsitzt; die Poren sind durchsetzt von Plasmasträngen, die nach aussen gewöhnlich in eine kugelförmige Anschwellung endigen, die mehr oder weniger weit in die Gallerthülle hineinragt. Die complicirte Organisation der Gallerthülle wird von Hauptfleisch bestritten.

Bei Laminarien und Fucaceen wird das Gewebe oft gallertig durch Verschleimen der Intercellulärsubstanz (Carageen). Bei *Laminaria Cloustoni*<sup>2)</sup> sind nach Tschirch ausser der verschleimten Intercellulärsubstanz in der Rindenschicht schizolysigene Schleimbehälter zu finden. Neuestens hat Guignard<sup>3)</sup> über den Schleim der *Laminaria* und seine Entstehung berichtet.

Bei den Pilzen und Flechten wird die Aussenwand der Hyphen sehr oft nachträglich in Schleim verwandelt; auch die Sporangienwand der Mucoraceen verschleimt kurz vor der Reife. Bei den Tremellineen sind die Hyphen des ganzen Fruchtkörpers gallertig gequollen, bei Hymenomyceten verschleimt oft ein Theil des Fruchtkörpers, besonders das Velum, sehr auffallend bei dem Elfenbeinpilz (*Limacium eburneum*). Bei Gasteromyceten zeigen die Hyphen der Gleba und der Peridie diese Umwandlung (*Phallus impudicus*).

Auch bei den Moosen verschleimt die Zellwand der Halskanalzellen zur Zeit der Reife des Archegoniums. Doch auch als secundäre Verdickungsschichte der Zellwand tritt in bestimmten Zellen des Thallus der Marchantieen Schleim auf. Prescher<sup>4)</sup> hat uns damit bekannt gemacht, und ich habe dies bestätigt gefunden.

Aus der Pteridophytenreihe sind nur einige Fälle bekannt, in welchen Schleim auftritt. Allgemein verschleimt die Spermatozoidmutterzellhaut zur Reifezeit der Spermatozoiden und die Halskanal-

---

1) Hauptfleisch, Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen, Dissertation, Greifswald 1888. — Vergl. auch Zimmermann, Botanische Mikrotechnik, Tübingen 1892, S. 155.

2) Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, Fig. 208.

3) Guignard, Observ. sur l'appareil mucifère des Laminariées, Annales des Sciences nat., S. VIII, Tom. XV, 1892.

4) Prescher, Schleimorgane der Marchantieen, Wiener akadem. Sitzungsberichte, I. Abtheil., Bd. 86, Jahrg. 1882.

zelle zur Reifezeit des Archegoniums. Wigand<sup>1)</sup> erwähnt Schleimzellen in Baumfarnen und Frank<sup>2)</sup> „Gummi“ im derbwandigen Gewebe der Wedel von *Angiopteris erecta*, einer Marattiacee, wo es durch Auflösung gewisser Zellparthien entsteht. Auch Harting und De Vries<sup>3)</sup> berichten von Schleimkanälen bei den Marattiaceen, welche, vielfach verästelt, Mark- und Rindenparenchym des Stammes durchziehen und auch in Wurzeln und Blätter eintreten. Hegelmaier<sup>4)</sup> beschreibt schizogene Schleimgänge bei den Lycopodiaceen (*Lycopodium inundatum*). Radlkofer<sup>5)</sup> berichtet, dass in der Blattepidermis von *Botrychium Lunaria* Schleim vorhanden ist.

Bei den Phanerogamen tritt allgemein die nachträgliche Verschleimung der Zellwände der Pollenmutterzellen vor dem Freiwerden der Pollenkörner ein. In einigen Familien verschleimt die subcuticulare Membranparthie der Colleteren (Knospenschuppen von *Aesculus*, *Alnus* u. and.) nach Hanstein<sup>6)</sup>, in anderen die Aussenwand der Epidermis von blasigen Hautdrüsen, den Nectarien (*Nigella arvensis*) nach Behrens<sup>7)</sup>.

Verfolgen wir das Vorkommen von Schleim nach den Klassen und Familien des natürlichen Pflanzensystems weiter, so finden wir bei den Cycadeen [nach Kraus<sup>8)</sup>] in der Rinde der Stammorgane Schleimgänge, welche bis in die Blätter eintreten und dort blind endigen. Sie sind hier analog den Harzgängen bei den Coniferen. Auch Frank<sup>9)</sup> berichtet von Schleimgängen in den Cycadeen. Trecul<sup>10)</sup> und Müller<sup>11)</sup> beschreiben die Entwicklungsgeschichte bei *Cycas*

1) Wigand, Desorganisation der Pflanzenzelle, Pringsheim's Jahrb. III, 1863.

2) Frank, Anatomische Bedeutung und Entstehung der vegetabilischen Schleime, Pringsheim's Jahrb. V, 1865.

3) Harting und De Vries, Monographie der Marattiaceen.

4) Hegelmaier, Botanische Zeitung 1872, S. 344.

5) Radlkofer, Monographie der Gattung *Serjania*, München 1875.

6) Hanstein, Organe der Harz- und Schleimabsonderung in Laubknospen, Bot. Zeitung 1868.

7) Behrens, Nectarien der Blüten, Flora, 62. Jahrg., 1879.

8) Kraus, Cycadeenfledern, Pringsheim's Jahrb. IV, S. 305, Taf. 21 u. 23.

9) Frank, a. a. O.

10) Trecul, Des mucilages chez les Malvacees, le Tilleul, les Sterculiacees, les Cactees et les Orchidees indigenes, L'Institut 1862.

11) N. J. C. Müller, Vertheilung der Harze, Gummi etc. im Pflanzenkörper, Pringsheim's Jahrbücher V, 1865.

revoluta, nach welcher die Schleimgänge schizogen entstehen. Auch bei Coniferen sind z. B. in der Rinde von Abiesarten von v. Höhnel<sup>1)</sup> Schleimschläuche beobachtet worden, welche wahrscheinlich den Schleim im Zellinhalte bergen, bei *Abies pectinata* habe auch ich sie gefunden. Im Gewebe von *Thuja* kommt Gummi unbekannter Entstehung nach Leunis-Frank<sup>2)</sup> vor.

Bei den Gnetaceen erwähnt Hooker<sup>3)</sup> kleine Schleimmassen, die im Parenchym des Stammes und Blattes von *Welwitschia* vorkommen.

Bei den Monokotyledonen scheint Schleim nur im Inhalt bestimmter Zellen oder ganzer Gewebe vorzukommen, doch liegen hier wenig Untersuchungen vor<sup>4)</sup>.

In der Reihe der Liliifloren ist Schleim in allen Organen häufig, so bei *Ornithogalum*, *Hyacinthus*, *Aloe* (im centralen Gewebe der Blätter<sup>5)</sup>), *Urginea Scilla*<sup>6)</sup>, *Muscari*, *Galanthus*, *Leucojum*, *Polygonatum* (in Raphidenzellen), *Iris* (in Raphidenzellen), in der Wurzelrinde von *Smilax*arten (*Radix sarsaparillae*, in Raphidenzellen)<sup>7)</sup> und in der von *Veratrum album*<sup>8)</sup>. Auch die Commelineen (*Tradescantia*) und die Aroideen (*Anthurium*) enthalten nach Johow Schleim in Raphidenzellen.

Bei den Orchideen<sup>9)</sup> kommt Schleim im Zellinhalte bestimmter Zellen in allen Organen, besonders reichlich in den Knollenwurzeln vor (Salepknollen).

---

1) v. Höhnel, *Anatom. Untersuchungen einiger Secretionsorgane*, Wiener Akademie der Wissensch. 1881.

2) Leunis-Frank, *Synopsis*, III. Auflage, Band I, S. 74.

3) Hooker, *Welwitschia*, S. 11 u. 19.

4) Hilgers, *Pringsheim's Jahrb.* VI, S. 286. — Johow, *Untersuchungen über d. Zellkerne in den Secretbehältern etc. höherer Monokotyledonen*, Dissertation, Bonn 1880.

5) Tschirch, *Anatomie*, Fig. 204.

6) Hartwich, *Ueber die Meerzwiebel*, *Archiv d. Pharm.* 1889.

7) Vogl, *Commentar zur österr. Pharmacopoe 1892*, S. 314 u. 593 Abbildung.

8) Vogl, *Commentar zur österr. Pharmacopoe 1892*, S. 319 und *Atlas*, Taf. 42.

9) Vergl. Frank, a. a. O. — Reinke, *Gummischleime im Rhizom von Corallorhiza und Epipogon*, *Flora* 1873. — A. Meyer, *Orchideenknollen*, *Archiv d. Pharmacie* 1886, S. 325. — Hartwich, *die Schleimzellen der Salepknollen*, *Archiv d. Pharm.* 1890.

Bei den Dikotyledonen sind bestimmte Reihen und Familien sehr häufig schleimhaltig. Hier tritt derselbe, wenn primär angelegt, also abgesehen von „Gummi“ und der nachträglichen Umwandlung der Zellhaut (Pollenmutterzellen), meistens in Form von secundärer Verdickung der Zellmembran auf. In zahlreichen Familien kommt Schleim in der Blattepidermis vor, wie Radlkofer<sup>1)</sup> nachwies. Von Familien, von denen Arten typisch Schleim führen, seien folgende erwähnt:

**Ulmaceen:** In der Rinde von Ulmus-Arten ist Schleim in besonderen Zellen.

**Polygonen:** Im Gewebe des Blattstieles von Rheum fand ich Schleim in Raphidenzellen, deren Entwicklung hier ebenso wie bei allen übrigen Raphidenschleimen noch nicht sicher erkannt ist.

**Portulacaceen:** Bei Portulaca oleracea fand ich in den Blättern häufig Schleimzellen, welche der Morphologie nach zu den Membranschleimen gehören.

**Lauraceen:** In der Rinde von Cinnamomum-Arten kommen secundäre Membranschleimverdickungen vor. (Tschirch.)

**Cruciferen:** In der Samenepidermis ist Membranschleim schon lange bekannt. Caspary<sup>2)</sup>, Hofmeister<sup>3)</sup>, Uloth<sup>4)</sup> und Abraham<sup>5)</sup> machten weitere diesbezügliche Studien und letztere beiden brachten die Entwicklungsgeschichte einiger Cruciferen-Oberhautzellen. Abraham bezeichnet diesen Schleim als „Pflanzengallerte“ und will ihn nicht unter die Pflanzenschleime stellen, da er in kochendem Wasser sich nicht löst und Cellulosereaction giebt. Tschirch<sup>6)</sup> reiht ihn den „Celluloseschleimen“ an.

**Droseraceen:** Die Drüsenhaare von Drosera secerniren Schleim, welcher die Insecten einhüllt<sup>7)</sup>.

1) Radlkofer, a. a. O.

2) Caspary, Bot. Zeit. 1852, S. 633 und 1854, S. 390.

3) Hofmeister, Ueber die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Samenepidermis etc., Ber. d. königl. sächsisch. Gesellsch. d. Wissensch. 1858, S. 20—37.

4) Uloth, Pflanzenschleim u. seine Entstehung etc., Flora, 58. Band, S. 809.

5) Abraham, Bau und Entwicklungsgeschichte der Wandverdickungen in den Samenoberhautzellen einiger Cruciferen, Pringsheim's Jahrb. XVI.

6) Tschirch, Anatomie, Tabelle, S. 204.

7) Vergl. Nordstedt, referirt in Just's bot. Jahrbüchern 1874, S. 787.



**Dipterocarpeen:** In der Rinde von *Dipterocarpus trinervis* Bl., einer der den Gurjunbalsam liefernden Pflanzen<sup>1)</sup>, fand ich Schleimzellen, welche bei Behandlung mit Wasser und Alkohol schöne Schichtung zeigten. Nach den morphologischen Befunden dürfte dieser Schleim secundäre Membranverdickungen darstellen.

**Malvales** [nach Engler<sup>2)</sup>]: Alle Familien, mit Ausnahme der *Elaeocarpaceen*, besitzen Schleimmembranen. Es sind dies die *Malvaceen*, *Tiliaceen*, *Bombaceen* und *Sterculiaceen*, auf die ich im speciellen Theile noch näher eingehen werde.

**Linaceae:** die *Linum*-Arten besitzen eine durch Schleimmembranen einseitig verdickte Samenepidermis.

**Diosmeen:** Die Schleimepidermis<sup>3)</sup> der Blätter ist sehr auffällig und wird im speciellen Theile näher beschrieben.

**Frangulineen:** Bei den *Ampelideen* fand ich in den Internodien von *Vitis vinifera* Schleim als Umhüllung von Raphiden, und in der Rinde von *Ampelopsis quinquefolia* bestimmte Zellen mit einem Schleim erfüllt, welcher durch Alkohol körnig gefällt wird und wahrscheinlich zu den Inhaltsschleimen zu rechnen ist. Unter den *Rhamnaceen* sind es bestimmte *Rhamnus*-Arten, welche fast in allen vegetativen Organen Membranschleim zeigen (*Rh. frangula*, *Rh. rupestris*, *Rh. Wicklii*). Ich komme im speciellen Theile darauf zurück.

Die *Cacteen* zeigen fast durchweg in Stamm- und Blüthen-theilen, durch das ganze Gewebe vertheilt, eine Unzahl von grossen Schleimzellen, welche zu den Membranschleimen gehören, wie ich im speciellen Theile ausführen werde.

**Onagraceen:** Barcianu<sup>4)</sup> erwähnt eine Schleimfärbung bei *Onagraceen*; da die Arbeit keine diesbezüglichen Details bringt, constatirte ich bei *Epilobium angustifolium*, *Oenothera biennis* und *Fuchsia gracilis* im Mark, theilweise auch in der Rinde Raphiden-schleimzellen. Bei *Oenothera biennis* waren es im Mark äusserst lange Schläuche, so dass ich vermuthete, dass sie durch nachträgliche

1) Flückiger, *Pharmacognosie* 1891.

2) Engler, *Syllabus*, grosse Ausgabe, Berlin 1892.

3) Der Ausdruck „Schleimepidermis“ ist von Tschirch in die Literatur eingeführt worden, vergl. *Anatomie*, S. 200 u. 204. Derselbe hat auch zuerst „Inhaltsschleim“ und „Membranschleim“ streng auseinandergehalten (ebenda).

4) Barcianu, Ueber die Blütenentwicklung der *Onagraceen*, in *Schenk und Luerssen's Mittheil. aus d. Geb. der Bot.*, Band II, S. 85.

Resorption der Querwände entstehen; in nähere Untersuchung bin ich einstweilen nicht eingetreten.

**Lythraceen:** Correns<sup>1)</sup> und Grütter<sup>2)</sup> beschreiben locale Wandverdickungen der Samenepidermiszellen einiger Lythrarieen als „Schleimhaare“, welche in der Epidermiszelle sich befinden und beim Befeuchten der Samen mit Wasser durch Umstülpen nach Aussen treten. Sie haben den Zweck, den keimenden Samen im Boden zu befestigen.

**Rosaceen:** Die Samenepidermis von *Cydonia* zeigt Membranschleimverdickung, die von Frank und Anderen beschrieben wurde. Im Holz und in der Rinde einiger Pruneen kommt secundär gebildetes Gummi vor, besonders bei *Prunus*-Arten<sup>3)</sup> (Kirschgummi).

**Leguminosen:** Nadelmann<sup>4)</sup> hat die Verdickungsschichten im Endosperm vieler Leguminosen untersucht und diese als secundäre Schleimverdickungsschichten erkannt, z. B. bei *Trigonella foenum graecum*, *Cerantonia siliqua*, *Cassia fistula*, *Tetragonolobus*, *Medicago* etc. Für diese Endosperme hat Tschirch den Namen „Schleimendosperme“ vorgeschlagen<sup>5)</sup>.

**Mimosaceen:** Bei *Acacia*-Arten tritt aus den Stämmen freiwillig Gummi<sup>6)</sup> aus (*Gummi arabicum*), das wahrscheinlich durch

---

1) Correns, Ueber die Epidermis der Samen von *Cuphea viscosissima*, Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, Berlin 1892, S. 143.

2) Grütter, Ueber die Entwicklung der Samenschalen einiger Lythrarieen, Bot. Zeit. 1893.

3) Frank, Wigand, a. a. O.

4) Nadelmann, Ueber Schleimendosperme der Leguminosen, Pringsheim's Jahrb. XXI, 1890.

5) Tschirch, Anatomie, S. 200 u. 204.

6) „Gummi“ gehört wohl zu den Pflanzenschleimen im weiteren Sinne. Als Pflanzenschleim im engeren Sinne dürfen wir jedoch nur die im Pflanzenkörper durch die physiologische Thätigkeit der Pflanze selbst sich bildende, und in bestimmter und gesetzmässiger Weise auftretende Substanz bezeichnen, welche in Wasser quellbar bis löslich, durch Alkohol ausfällbar und nie krystallinisch ist (vergl. auch Wigand). Wir müssten deshalb alle Fälle ausschliessen, bei denen es sich um ein nachträgliches Verschleimen einer andersartigen Substanz handelt, also den so häufigen Fall des Verschleimens der primären Membran. — Eine scharfe Trennung ist jedoch derzeit nicht möglich, da die Entwicklungsgeschichte vieler Schleime noch nicht sicher festgestellt ist. — Entstehen die Schleime in abnormer und unregelmässiger Weise durch nachträgliche Metamorphose andersartiger Substanzen, oft ganz unbestimmte Gewebepartien ergreifend (arab. Gummi, Bassora-

eine rein chemische Umwandlung ganzer Gewebsparthien entsteht. In der Rinde von *Stryphnodendron Barbatimão* Mart. (*Cort. adstringens Brasiliensis*) fand Vogl<sup>1)</sup> in jedem Bastparenchymcomplex eine Gruppe von stark ausgedehnten, schleimführenden Siebröhren.

**Loranthaceen:** Marktauner-Turneretscher<sup>2)</sup> hat bei *Loranthus* und *Viscum* Schleimzellennester an den Gefässbündelendigungen in den Blättern nachgewiesen. Sie gehören zu den Membranschleimen. Die Entstehung des Schleims der *Viscum*-Früchte scheint nach Karsten<sup>3)</sup> durch Umwandlung der Zellmembran zu erfolgen.

**Polemoniaceen:** Hofmeister<sup>4)</sup> hat Schleimverdickungsschichten der Epidermiszellen der Samen beschrieben.

**Boragineen:** Frank<sup>5)</sup> hat Schleim im Zellinhalt des gesamten parenchymatischen Gewebes, besonders der Wurzel von *Symphytum officinale* beschrieben.

**Labiaten:** Als Verdickungsschichten der Epidermiszellen von *Salvia*-Samen hat auch Frank Schleim nachgewiesen.

gummi, Tragant, Kirschgummi), so haben wir nach Wigand den zweiten Fall des Auftretens von Pflanzenschleim im weiteren Sinne: „das Gummi“ vor uns. Wigand macht zwar nicht die striete Eintheilung in Pflanzenschleim und Gummi, doch geht ein darauf gerichtetes Bestreben aus seiner Ausführung hervor.

Auch Möller (*Pharmacognosie* 1889) sagt unter Gummi: „Gummi ist das Product einer rückschreitenden Metamorphose, von welcher es nicht entschieden ist, ob sie immer der Ausdruck eines pathologischen Processes ist. — Nur das pathologische Gummi pflegt man schlechtweg unter „Gummi“ zu verstehen.“

So erwünscht das Auseinanderhalten dieser zwei Begriffe wäre, ist es in Folge der Unsicherheit der Genesis dieser Gummata (Flückiger, *Pharmacognosie* 1891, S. 4) zur Zeit nicht durchführbar und widerspricht auch der Praxis. Wiesner (*Die Rohstoffe des Pflanzenreichs* 1878, S. 35) giebt z. B. das mikroskopische Bild von Gummi der *Moringa pterygosperma* (Wiesner, Fig. 1), welches uns kaum einen Zweifel übrig lässt, dass wir es hier mit einem physiologisch entstandenen Membranschleim zu thun haben, gleichwohl wird es Gummi genannt.

In der Praxis bezeichnet man also unter „Gummi“ Pflanzenschleime, welche in so grossen Mengen von bestimmten Pflanzen producirt werden, dass sie als Handelsware und zu technischer Verwerthung Absatz finden. Der Begriff „Gummi“ ist also im Wesentlichen ein commercieller.

1) Vogl, *Commentar zur österr. Pharmacopoe* 1892, S. 252.

2) Marktauner-Turneretscher, *Zur Kenntniss des anatomischen Baues unserer Loranthaceen*, Wiener Akademie d. W. 1885.

3) Karsten, *Entwicklung der Loranthaceen*, *Bot. Zeit.* 1852, S. 314.

4) Hofmeister, a. a. O.

5) Frank, a. a. O.

**Acanthaceen:** Hofmeister hat die Schleimverdickungsschichten der Samenenpidermis beschrieben.

**Plantagineen:** Die Epidermiszellen der Samen zeigen nach Frank Schleimverdickungsschichten (*Plantago Psyllium*).

Ich muss hier noch des „Schutzgummi“<sup>1)</sup> gedenken, welches an Wundstellen die Zellen des trachealen Systems auf eine kurze Strecke so vollkommen ausfüllt, dass dieselben selbst für Luft undurchlässig sind. Woher es stammt, ist noch nachzuweisen. Wahrscheinlich wird es in den benachbarten stärkerführenden Holzparenchym- und Markstrahlzellen gebildet und in die Gefässe und Tracheiden secernirt. Es ist unlöslich in Wasser und quillt nicht einmal darin auf.

Die „Gummiharze“<sup>2)</sup> enthalten wechselnde Mengen von Gummi und Harz. Sie kommen ausnahmslos in Form von Milchsäften vor (*Asa foetida*, *Galbanum*, *Myrrha*, *Olibanum*, *Euphorbium*, *Gutti*).

Es sind mit Aufzählung dieser Fälle die Familien und die betreffenden Arten, die Schleim in irgend welcher Form bergen, jedenfalls noch nicht erschöpft. Ganz besonders dürfte sich die Zahl der Fälle mehren, in denen Schleimverdickungsschichten in der Blattepidermis sich nachweisen lassen, wenn die Untersuchungen, die Radlkofer angefangen hat, und der ich einige Ergänzungen anschliesse, weiter ausgedehnt werden.

Auch das Vorkommen von Schleim als Umhüllung von Raphiden, bestimmter Zellen scheint eine viel weitere Verbreitung zu haben, als bis jetzt bekannt ist.

## I.

### Allgemeines über Membranschleime.

Schon Nägeli<sup>3)</sup> sagt (1855), dass einige Schleime sich als Verdickungsschichten der Zellmembran erweisen, wie die der Quitte,

1) Vergl. Temme, Landwirthsch. Jahrbücher 1885, S. 465. — Frank, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1884, S. 322. — Flückiger u. Tschirch, Grundlagen der Pharmacogn., S. 145. Tschirch, Anatomie, S. 125, 204, 212.

2) Vergl. Tschirch, Anatomie, S. 136.

3) Nägeli u. Cramer, Vorkommen und Entstehen einiger Pflanzenschleime, Zürich 1855. Referirt Arch. d. Pharm. 1857, S. 190.

des Leins, überhaupt der Samen, derjenige der Cacteen und vieler Wurzeln. Trecul<sup>1)</sup> nennt (1862) die Schleimanhäufung bei Malva-  
ceen auch Verdickungsschichten. Wigand unterscheidet (1863) auch  
die Fälle, wo Schleim als Verdickungsschichten der Zellwand auf-  
tritt (Epidermis vieler Samen). Frank spricht (1865) bei der  
Entwicklungsgeschichte des Leinsamenschleims von einer Auflagerung  
des Schleims als Verdickungsschichte auf die Zellwand. Seither  
haben wohl die meisten Forscher auf diesem Gebiete bestimmte  
Schleime als Verdickungsschichten der Zellwand aufgefasst. Tschirch  
hat in seiner Anatomie diese Befunde zu anschaulichem Ausdruck  
gebracht, indem er im Capitel „Zellwand“ in einer eigenen Abthei-  
lung „Schleimmembran“ das Vorkommen von Schleim als Ver-  
dickungsschichte der Zellwand abhandelt. Andererseits bespricht  
Tschirch das Vorkommen von Schleim im Zellinhalt unter den  
„Zellinhaltsbestandtheilen“, das Vorkommen als nachträgliche Meta-  
morphose der Zellwand (Gummi) unter „Desorganisation der Zell-  
wand“ und endlich das Auftreten von Schleim in eigenen Behältern  
unter dem Titel „Schizogene Gummi- bez. Schleimgänge“. Da-  
durch hat Tschirch eine durchgreifende Trennung der verschiedenen  
Arten des Auftretens von Pflanzenschleim angebahnt. Er giebt eine  
anschauliche Darstellung von der stofflichen Natur und der morpho-  
logisch-anatomischen Bedeutung der wichtigsten Schleime in Tabellen-  
form<sup>2)</sup> in seiner Anatomie S. 204. Ich will hier einige Sätze  
aus Tschirch's Anatomie und speciell aus dem Capitel „Schleim-  
membran“ wiedergeben, weil die Fragestellung für diese Arbeit  
diesen Ausführungen Tschirch's direct entnommen ist.

„Die Schleimmembran ist generell von der verholzten, ver-  
korkten und den Membranen verschieden, die anderweitige Ein-  
lagerungen, wie Wachs, Harz, Farbstoffe etc. zeigen, denn sie  
entsteht niemals durch Einlagerung eines andersartigen Stoffes in  
eine Cellulosehaut. Das Charakteristische der Schleimmembran  
ist ihre meist erhebliche Dicke und ihre meist leichte Quellbar-  
keit in Wasser, die bis zur vollständigen Lösung darin gesteigert,  
aber auch bis zu einem geringen Grade der Quellbarkeit herab-  
gemindert sein kann. Zeigen diese Membranen trotz ihrer Quell-  
barkeit die Cellulosereaction, so gehören sie zu den Cellulose-

1) Trecul, a. a. O.

2) Die Tabelle ist abgedruckt von Nadelmann, Pringsheim's Jahrb. XXI, Heft 4.

schleimmembranen (wenige Arten, nur die Schleimepidermen der Cruciferen, der Cydonia-Samen und der Salvia-Frucht). Die meisten Schleimmembranen geben keine Cellulose-*reaction*, werden durch Jod und Schwefelsäure nicht oder nur gelb gefärbt. Sie sind die „echten Schleimmembranen“.

Die Entstehung der von echtem Schleim gebildeten secundären Membranverdickungsschichten ist für alle Schleimpflanzen noch nicht festgestellt. Doch scheint es, als ob sie in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bereits als gallertige Schleimschichten angelegt werden, also eine Metamorphose der Cellulosemembran in Schleim nicht stattfindet. Sicher nachgewiesen ist dies von Frank für *Linum*, *Plantago Psyllium* und die *Althaea*-Wurzel, von Tschirch und Nadelmann für die Schleimendosperme. Auch der Celluloseschleim von *Cydonia* und *Salvia* wird als solcher angelegt.

Eine Organisation der verschleimten secundären Membranverdickungsschichten ist unmittelbar nicht immer wahrzunehmen. Wo sie es ist, erscheint sie als Schichtung. Die Schichtung ist wohl in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle auf einen differenten Wassergehalt zurückzuführen, doch sind auch einige Fälle bekannt (*Cydonia*), wo die Schichtung dadurch hervorgebracht wird, dass in Wasser lösliche mit in Wasser nur quellenden Schichten abwechseln (Frank). Wenn man die Präparate in Wasser legt, so ist in Folge der starken Quellung die Schichtung nur wenig oder gar nicht zu sehen. Deutlich wird sie dagegen meist, wenn man in Alkohol präparirt und dann eventuell Wasser oder Glycerin zufließen lässt. Bei den Schleimendospermen der Papilionaceen-Samen ist die Schichtung auch bei dieser Behandlung kaum zu sehen. Eine einseitige Schleimverdickung der Aussen- oder der Innenwand der Zellen findet sich nur an einseitig freiliegenden Zellen, also den Epidermiszellen der Samen. Ringsum gleichmässig verdickt sind die Schleimmembranen aller Schleimzellen im Innern des Pflanzenkörpers, so in der Zimmetrinde, der *Frangula*-Rinde, der *Althaea*-Wurzel, den Schleimendospermen etc. Die Verdickung ist fast ausnahmslos eine so starke, dass vom Lumen nur ein kleiner, rundlicher Rest oder ein solcher in Form einer oft verzerrten Linie übrig bleibt. Daher kommt es, dass man die Bedeutung dieser Schleime als Membranschleime bisher fast ausnahmslos verkannt hat und nur von „dünnwandigen Zellen mit

geschichtetem Schleiminhalt“ spricht, was bei Untersuchung von Schnitten, die im Wasser liegen, erklärlich erscheint; denn in Wasser lösen sich diese Schleime oft sehr leicht, das Lumen verschwindet ganz oder nahezu ganz und die Zelle erfüllt ein Schleimtropfen.

Sehr bemerkenswerth ist die Entstehung der oft enorm grossen Schleimlücken in den Blütenblättern der *Malva Alcea* und anderer Malven und im Gewebe der *Tilia*. Liegen mehrere Schleimzellen, deren normale secundäre Verdickung bis zum Verschwinden des Lumen gediehen ist, nebeneinander, so verquellen sie bei starkem Wasserzufluss nicht selten vollständig miteinander, die primären Membranen zerreißen und lösen sich zum Theil in der Schleimmasse, und so findet man dann scheinbar lysigen entstandene Schleimlücken.

Ueber die Function der Schleime wissen wir noch wenig. Bezüglich der Membranschleime in den Wurzeln (*Rad. althaeae*) dürfte das Gleiche gelten, wie von dem Salepschleim: sie sind Reservestoffe, wenschon es an Untersuchungen darüber fehlt, ob sie wirklich im Frühling gelöst und verwendet werden, und eigentlich nicht einzusehen ist, warum die Pflanze neben der colossalen Menge von Stärke noch in einigen besonderen Zellen ein anderes Kohlehydrat speichert. Vollständig im Unklaren sind wir über die Bedeutung der Membranschleime in den Rinden (*Cort. cinnamom.*); dass man z. B. in der Zimmetrinde sehr häufig die Schleimzellen entleert findet, scheint freilich auch hier auf einen Verbrauch hinzudeuten. Vielleicht dienen sie auch als Wasserspeicher.

Sicher Reservestoff ist der Membranschleim in den Schleimendospermen der Papilionaceen-Samen.

Die Schleimepidermen der Samen (*Linum*, *Cydonia*, *Sinapis*) dienen, wie die Versuche Tschirch's und Lüdtkke's<sup>1)</sup> zeigten, dazu, den Samen im Boden zu befestigen und spielen auch vermöge ihrer wasseranziehenden Kraft bei der Wasserversorgung der Keimpflanzen eine grosse Rolle<sup>2)</sup>. Der Wasserversorgung, resp. der Er-

---

1) Tschirch, *Anatomie*, S. 206 u. 459.

2) Vergl.: Klebs, *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung*, Untersuchung des bot. Inst. Tübingen, Bd. I, S. 581.

haltung des zugeführten Wassers dienen auch die eigenthümlichen, an den Gefässbündelendigungen zu Gruppen angeordneten Schleimzellen der Blätter von *Viscum* und *Loranthus*<sup>1)</sup>, deren Schleim gleichfalls in Form secundärer Membranverdickungen auftritt, sowie die merkwürdigen subepidermalen Schleimzellen der Buccublätter<sup>2)</sup> und anderer Pflanzen<sup>3)</sup>, die trockene Gebiete bewohnen.\*

Soweit folgte ich auszugsweise den Ausführungen Tschirch's. De Bary bespricht in seiner Anatomie die Membranschleime in dem Capitel „Schleimführende Schläuche“. Er sagt:

„Die im Innern der Gewebe vorkommenden Pflanzenschleime (soweit sie nicht dem Zellinhalt assimilirender Zellen angehören, wie die der Boragineen-Wurzel oder dem schleimreichen Saftparenchym der Aloe-Arten) erfüllen ganz oder fast vollständig den Raum besonderer schleimführender Schläuche. Wird die Quellung des Schleimes durch Alkoholbehandlung verhütet, so erscheinen die Schleimschläuche innerhalb einer äussersten (Cellulose-) Membranschicht von der festen Schleimmasse ganz oder bis auf einen unbedeutenden centralen Hohlraum erfüllt. Die Schleimmasse zeigt in der Mehrzahl von Fällen — Malvaceen, Cacteen, Lauraceen — die Structur einer sehr dicken, reich und zart geschichteten Zellmembran, manchmal (bei Malvaceen) selbst Tüpfelkanäle und ist ihrer Entstehung und morphologischen Bedeutung nach nichts anderes, als eine auf Kosten des Innenraumes stark verdickte Zellwand. Nach Trecul's Angaben würden freilich Zweifel hieran gestattet und neue Untersuchungen erwünscht sein.

Von den gummösen oder schleimigen Desorganisationsproducten, welche secundär aus den verschiedensten Gewebearten hervorgehen können, unterscheiden sich die hier in Rede stehenden Schläuche dadurch, dass sie direct aus dem Meristem hervorgehen, als dessen erste erkennbare Differenzirungsproducte sie oft auftreten. Von den umgebenden Parenchymzellen sind sie verschieden durch rasche Grössenzunahme und durch Mangel selbst transitorischer Chlorophyll- oder Amylumbildung.

---

1) Vergl.: Marktanner-Turneretscher, a. a. O.

2) Vergl.: Flückiger, Schweizer. Wochenschrift für Pharmacie 1873.

3) Vergl.: Radikofer, a. a. O.



Bei den Krystallschläuchen bleibt es zu untersuchen, wie weit der Schleim derselben der Membran oder dem Zellinhalt angehört.\*

Haberlandt bespricht in seiner Anatomie die Schleimbehälter unter „Secretbehälter“. Er sagt:

„Im Parenchymgewebe verschiedener Pflanzenfamilien kommen schleimführende Zellen entweder vereinzelt oder in gruppen- und reihenweiser Anordnung vor. Die Schleimmasse hat in morphologischer Hinsicht gewöhnlich die Bedeutung von sehr stark verdickten und zart geschichteten Zellmembranen. Die schleimigen Verdickungsschichten haben nach den vorliegenden Untersuchungen schon bei ihrer Entstehung die chemischen und physikalischen Eigenschaften des fertigen Zustandes. Die primären Zellwände verschleimen in der Regel nicht, doch werden sie nicht selten bei gruppen- oder reihenweiser Anordnung aufgelöst, so dass grössere Lücken (Tiliaceen) oder Gänge (Fegatella) zu Stande kommen.“

Die physiologische Bedeutung der Schleimbehälter dürfte nicht immer die gleiche sein. Jedenfalls geht es nicht an, den schleimigen Inhalt in allen Fällen als nutzloses Secret zu betrachten. Die meist sehr frühzeitige Differenzierung der Schleimzellen, wodurch dieselben in die Nähe der Vegetationspunkte gelangen, scheint, wie Hanstein bemerkt, auf eine mechanische Function beim Wachstumsprocess hinzudeuten; man hätte es hier mit „Schwellapparaten“ zu thun, welche die Zugspannung der Membranen desselben verstärken und derart das Wachstum beschleunigen. In anderen Fällen dürften die Schleimbehälter als Wasserreservoir dienen, z. B. in den Knospenschuppen der Linden und im Thallus bestimmter Marchantien.\*

Streitige Punkte giebt es also in den Ausführungen dieser drei Autoren nicht, wohl aber sind einige Fragestellungen direct oder indirect in allen ausgesprochen. —

Prof. Dr. Tschirch hat mir nun folgende Fragen durch den Versuch und die Beobachtung zu beantworten vorgeschlagen:

1. Wie entstehen entwicklungsgeschichtlich die Schleimmembranen vegetativer Organe?

Da die Entstehung bei den Schleimepidermen der Samen und den Schleimendospermen ziemlich gut bekannt ist, habe ich die

Untersuchungen auf die Schleime der Vegetationsorgane, besonders auf die subepidermalen Schleimzellen bei Blättern und auf die Schleimzellen innerhalb des Gewebes vegetativer Organe beschränkt.

2. Welches ist die physiologische Bedeutung der Schleimmembranen, sowohl in den Wurzeln, als auch in den oberirdischen vegetativen Theilen?

Als ich am Anfange der Arbeit war, machte Hartwich<sup>1)</sup> eine Mittheilung, in der er die, der Tschirch'schen Auffassung widersprechende, Ansicht vertrat, dass der Schleim der *Althaea officinalis* nicht direct auf die primäre Membran abgelagert wird, sondern dass er im Plasma entsteht und dass erst nachträglich das Plasma, welches ihn ursprünglich von der Membran trennt, verschwindet resp. auch in Schleim umgewandelt wird. Hartwich sagt:

„Man wird demnach den Schleim der *Althaea*-Pflanze (und vielleicht auch anderer *Malvaceen*) aus der Reihe der Membranschleime ausscheiden und zu den Inhaltsschleimen stellen müssen; ebenso den der *Cacteen*, den Nägeli und Wigand zu den Membranschleimen rechnen, der aber nach den Untersuchungen Lauterbach's (1891) in Form einzelner Tropfen im Plasma entsteht.“

Ich stellte mir zur Aufklärung dieser Differenzen noch die Frage:

3. Enthalten die Schleimzellen von *Althaea officinalis* und anderen *Malvaceen*, sowie die der *Cacteen*, Inhalts- oder Membranschleim?

Ich musste deshalb auch hier die Entwicklungsgeschichte verfolgen.

Da das Studium der subepidermalen Schleimzellen in Blättern mehreres Neues ergab, auch diese Schleime eine, wenn auch nicht principielle, morphologische Verschiedenheit gegenüber jenen im Gewebe der vegetativen Organe zeigen, und da sie auch Tschirch von den übrigen trennt, so soll hier ebenfalls diese Trennung beibehalten werden. —

---

1) C. Hartwich, Ueber die Schleimzellen der *Althaea*, Vortrag, geh. in der Vers. deutscher Naturforscher u. Aerzte zu Halle a. S. Pharm. Centralhalle 1891, S. 586 und Pharm. Post 1891, S. 835.

## II.

## Reactionen der Schleimmembran.

Die einfachsten und zuverlässigsten Reagentien auf Membranschleime sind Wasser und Alkohol.

Alkohol bringt die Membranschleime zur Fällung mit gelblicher oder brauner Farbe, und bei richtiger Concentration des Alkohols zeigt sich der schichtenförmige Bau derselben.

Wasser bringt die Schleimmembran zur Quellung oder Lösung, die Schichtung verschwindet, der Schleim wird farblos und bald unsichtbar. Alkohol bewirkt in so gequollenen, unverletzten Zellen wieder Fällung und Schichtenbildung des Schleims.

Alle anderen Reagentien zeigen ein theilweise verschiedenes Verhalten bei Schleimen verschiedener Provenienz, oder an den gleichen Schleimen bei etwas modificirter Anwendung.

In vielen Fällen brauchbare Reagentien sind noch:

Glycerin. Es bewirkt langsames Quellen, je concentrirter es ist, desto langsamer treten natürlich die Quellungserscheinungen auf; als Beobachtungsflüssigkeit ist es daher recht oft anwendbar.

Bleiessig, von A. Meyer (Archiv d. Pharm. 1886) empfohlen, ist oft anwendbar; durch Alkohol gehärteter Schleim quillt in Bleiessig meist nicht, auch nicht beim Kochen. Dies ermöglicht begleitende Stärkekörner, ohne Veränderung der Schleimzellen, zu verkleistern, wodurch die Beobachtung erleichtert wird. Freilich hindert Bleiessig fast alle später vorzunehmenden Reactionen. Der Schleim der Cacteen und der Blätter von Barosma- und Cassia-Arten quoll auch in Bleiessig.

Jod-Jodkalilösung bringt Schleim zum Quellen, färbt ihn nicht oder schwachgelb, hat aber vor Wasser den Vorzug, dass es eventuell Plasma tingirt.

Jod-Jodkali und Schwefelsäure färbt den Schleim nicht oder gelblich, selten blau oder violett. Die sich blau oder violett färbenden Membranschleime nennt Tschirch „Celluloseschleime“. Es sind dies nur die Schleimmembranverdickungen der Epidermen von Samen der Cruciferen, der Cydonia- und der Salvia-Frucht. Alle von mir untersuchten Membranschleime färbten sich nicht oder gelblich, gehören also zu den „echten Schleimen“, wie sie Tschirch nennt.

Ricinusöl und Alkohol zu gleichen Theilen bewährte sich als Beobachtungs- und Conservierungsmittel gut. Es bewirkt keine Quellung, lässt die Schichtung des Alkoholmaterials bestehen und hellt das übrige Gewebe auf. Zu Dauerpräparaten benützte ich es in der Weise, dass ich zu in Alkohol liegenden Schnitten einen Tropfen dieser Mischung zufließen liess, den Alkohol freiwillig oder durch gelindes Erwärmen verflüchtigte und das Präparat einschloss.

Mit Eosin oder Nigrosin (letzteres eventuell mit Pikrinsäure) in alkoholischer Lösung von ca. 70 % färbte sich das Plasma der Schleimzellen ohne zu starke Quellung der Schleimmembranen.

Mit Hilfe dieser Reagentien sind die Schleimmembranen vollkommen ausreichend zu diagnosticiren. Färbungen der Schleimmembranen habe ich häufig erhalten, doch haben dieselben keinen practischen Werth und dürften sich höchstens zu Demonstrationen empfehlen. Für Zellinhaltschleime dürften sie vielleicht Bedeutung erlangen. Die zuverlässigsten will ich hier anführen. Sie versagen meist bei Anwendung von zu concentrirtem Alkohol, manchmal auch bei sonstigen Versuchsabänderungen.

Eosin in 70 % Alkohol färbt die Schleimzellen der Cacteen, das Plasma, die Bastzellen und theilweise das Gewebe zart rosa, das Gewebe lässt sich durch längeres Liegen in concentrirtem Alkohol wieder auswaschen, während die Schleimzellen den Farbstoff länger halten. Durch 70 % Alkohol werden auch die Schleimzellen langsam entfärbt, während das Plasma dauernd gefärbt bleibt. (Lauterbach erhielt keine Färbung, wahrscheinlich in Folge von Anwendung zu concentrirten Alkohols.)

Methylgrün in 70 % Alkohol färbte Cacteenschleim, das Gewebe nicht, doch wäscht sich der Farbstoff zu leicht wieder aus.

Congoroth in 70 % Alkohol färbte die Cacteen-Schleimzellen intensiv, die der Tilia nicht; die Farbe haftet ziemlich stark und verträgt längeres Waschen in Alkohol.

Ammoniak-Carmin in 70 % Alkohol färbte Schleimzellen, aber auch das übrige Gewebe der Cacteen, ist daher weniger empfehlenswerth.

Hanstein's Anilingemisch und ebenso Fuchsin in 70 % Alkohol färbt Cacteen-Schleimzellen intensiv, das Gewebe nicht, die Farbe ist durch Alkohol relativ leicht auswaschbar.

Corallin-Soda färbt die Cacteen-Schleimzellen, doch ist die Farbe sehr leicht auswaschbar.

Durch Beizen mit Bleiessig und nachträgliches Auswaschen der Schnitte und Färben mit Eosinalkohol, konnte ich Cacaoeschleim, der sich durch Eosin allein nicht färbte, intensiv färben; das Gewebe wird stark mitgefärbt, kann jedoch durch schwache Salzsäure wieder entfärbt werden.

Durch Wasser wird die Farbe aller mit irgend einer der obigen Methoden gefärbten Schleimzellen zerstört.

Mit Alcannatinctur, Hämatoxylin-Alaun und Methylenblau konnte ich bei Cacteen keine Färbung der Schleimzellen hervorrufen.

Eiweiss und Zuckersyrup waren als Beobachtungsflüssigkeiten untauglich, da sie das Quellen nicht hinderten.

### III.

#### Präparations-Methoden.

Durch die Natur der Schleimzellen war die Anwendung von Alkoholmaterial bedingt. Ich arbeitete fast ausschliesslich mit frischem Material, das ich in Alkohol einlegte, und beziehen sich alle Zeichnungen, wo nicht anders angegeben, auf Schnitte in Alkohol. Die Einwendungen, die von manchen Seiten gegen die Benützung von Alkoholmaterial gemacht wurden, fand ich nicht berechtigt. Verwendet man frisches Material, so tritt der Schleim aus angeschnittenen Zellen heraus, verunreinigt die Schnittfläche, gelangt an andere Orte und stört die Beobachtung. Beim Beobachten muss man dann doch wieder zum Alkohol greifen, und der eventuelle Vortheil des frischen Materials geht verloren. Ausserdem habe ich mich oftmals überzeugt, dass Schnitte durch Alkoholmaterial durch Behandlung mit Wasser ihr normales Aussehen wieder erhalten und dass dann durch nochmalige Alkoholbehandlung die Schleimmembran unverletzter Zellen wieder deutlich sichtbar, gekörnt und geschichtet wird. Durch Behandlung mit Wasser verschwinden eventuelle Contractionen, die Schleimmembran wird aufgehellt u. s. w., so dass man aus Alkoholschnitten sicher auf den normalen Zustand, wie er im lebenden Gewebe sich findet, schliessen kann.

Nur selten hatte ich mit Drogen zu thun, wie mit den Barosma- und Sennes-Blättern. Diese wurden in der „feuchten Kammer“ Wasserdämpfen ausgesetzt, bis sie nicht mehr brüchig waren, sondern biegsam wurden und nahezu einen Feuchtigkeitsgehalt zeigten, wie ihn frische Blätter besitzen. Hierauf wurden sie in Alkohol gelegt. Directes Einweichen in Wasser war der zu grossen Quellungs- resp. Lösungsfähigkeit der Schleimmembranen wegen unthunlich. Die „feuchte Kammer“ bestand in einem grösseren und in einem kleineren ineinander gestellten Schälchen. In das grössere kam Wasser, und das kleinere Schälchen nahm die Droge auf. Ueber beide wurde ein nicht zu hohes Glas oder eine Glasglocke gestülpt. Bei mittlerer Zimmertemperatur genügte ein Zeitraum von einigen Stunden zur gehörigen Durchfeuchtung.

Des Oeffteren nahm ich die Färbung des Plasmas der Schleimzellen vor, um eine deutliche Differenz zwischen Plasma und Schleim und um ihre gegenseitige Lage ohne Anwendung von verändernden Reagentien beobachten zu können. Es eigneten sich hierzu am besten verdünnte Farbstofflösungen in ca. 70 % Alkohol. Dieser lässt die Farbstofflösungen leicht durch den Schleim hindurch zu den Plasmatheilen diffundiren, während concentrirter Alkohol den Schleim fast undurchdringlich macht. Nach halb- bis mehrstündigem Liegen der Schnitte in der Farbstofflösung wurden sie in concentrirten Alkohol gebracht und darin so lange belassen, als sie noch Farbe abgaben. Dadurch nahmen die Schleimmembranen die Schichtung wieder an, während der Plasmakörper durch den gehärteten Schleim verhindert wird, seine Farbe abzugeben und deshalb deutlich gefärbt sich abhebt. Zu den Farblösungen wurde meist Eosin oder Nigrosin mit Pikrinsäure verwendet. —

#### IV.

##### Die Schleimepidermen<sup>1)</sup> bei Blättern.

Vogl<sup>2)</sup> hat (1862) als Sitz des Schleimes in den Buccoblättern eine innere Oberhautschicht angegeben.

1) Durch das Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Schleime habe ich nachgewiesen, dass in allen von mir untersuchten Fällen Epidermal- und nicht Subepidermalschleim vorliegt, weshalb auch hier der Name „Schleimepidermen“ angewendet werden kann.

2) Vogl, Commentar zur österr. Pharmacop., 1869 und 1892.

Flückiger<sup>1)</sup> hat dann (1873) über den Sitz des Schleimes bei eben diesen Blättern ausführlicher berichtet. Er sagt diesbezüglich:

„Während wir gewohnt sind als Sitz der Schleimbildung in den Samen die Oberhaut zu finden und in den Rinden besondere Schleimzellen anzutreffen, kommt in den Buccublättern diese Function einer ganzen Zellreihe im Innern, zwischen Epidermis und Palissadenschicht, zu, ohne dass die Epidermis theilhaftig wäre.“

Radlkofer<sup>2)</sup> berichtet 1875:

„Der Schleim bei vielen Arten von *Serjania* hat vorzugsweise in der Blattepidermis und zumal an der oberen Blattseite seinen Sitz. Es ist hier die innere, dem Parenchym zugekehrte Wandung der Epidermiszellen, welche der Verschleimung unterliegt, dieselben zeigen Schichten und deutlich radiale Streifung. Schleim findet sich auch in der Blattepidermis zahlreicher anderer Arten der Sapindaceen und auch vieler exotischer und einheimischer Familien, besonders vieler Laubbölzer.“

Einige Arten aus Radlkofer's Tabelle seien hier erwähnt: *Betula*, *Corylus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Salix*, *Daphne*, *Cornus*, *Tilia*, *Acer*, *Rhamnus*, *Barosma*, *Linum*, *Pirus*, *Prunus*, *Cytisus* u. A.

Die Angabe Flückiger's über den Sitz des Schleimes in einer subepidermalen Zellreihe bei *Barosma*-Arten konnte Radlkofer also nicht bestätigen, er fand vielmehr, dass es auch hier die stark verdickte innere Wandung der Epidermiszellen sei, welche der Verschleimung unterliegt.

Westermaier<sup>3)</sup> berührte noch einmal das Vorkommen von Schleim in Blattepidermiszellen. Er sagt:

„Bei Beobachtung von in Wasser liegenden Querschnitten durch ein Blatt von *Erica caffra* oder von *Arbutus Unedo* erhält man den Eindruck, als ob eine zweischichtige Epidermis vorläge. Pfitzer liess sich bei letzterer Pflanze wirklich irreführen (Pringsheim's Jahrb. VIII, Taf. VI, Fig. 11). Dem ist jedoch nicht so; durch die Einwirkung des Wassers ist die verschleimte Epidermis-Innenwand nämlich sehr stark gequollen; die beiden dünnen Grenzlamellen dieser Innenwand, also die an das Lumen angrenzende

1) Flückiger, Ueber Buccublätter, Schweiz. Wochenschrift f. Pharm. 1873.

2) Radlkofer, a. a. O.

3) Westermaier, Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesystems, Pringsheim's Jahrb. XIV, 1883.

und die mit den Palissaden in Berührung befindliche, sind nicht verschleimt und durch die zwischen ihnen liegende gequollene Masse nach aussen und innen stark vorgewölbt.\*

Weitere Arbeiten über Epidermalschleime bei den Blättern sind mir nicht bekannt geworden. Das wenige Bekannte berücksichtigen die Anatomien De Bary's (S. 77) und Tschirch's (S. 252).

Die divergenten Angaben von Vogl und Flückiger einerseits und Radlkofer andererseits bez. der Barosmablätter veranlassten mich, der Sache näher zu treten. Bei den Sennablättern beobachtete Tschirch Epidermalschleim, und habe ich auf dessen Veranlassung diese einer Untersuchung unterzogen. Ferner schien mir ein näheres Eingehen auf die gedrängten Angaben Radlkofer's erwünscht. Ich zog deshalb auch die Blätter der *Althaea*, *Malva*, *Tilia* und anderer in Untersuchung und kann nunmehr vier Typen, nach der Art der Entwicklung der Epidermalschleime, unterscheiden.

Die secundäre Schleimmembranverdickung betrifft entweder nur vereinzelte Epidermiszellen oder einige benachbarte Zellen. Diese sind dann zu Gruppen über die ganze Epidermis, vorzugsweise der Blattoberseite, selten und quantitativ zurückbleibend über die der Blattunterseite vertheilt (*Cornus mas*, *Ulmus campestris*, *Althaea officinalis*). Häufiger sind sowohl einzelne Zellen als auch Gruppen bei *Tilia grandifolia*, *Rhamnus Frangula*, *Pirus communis*, *Corylus avellana*, *Genista tinctoria* und besonders bei den die Sennesblätter liefernden *Cassia*-Arten. Fast alle Epidermiszellen der Blattoberseite zeigen diese Membranschleimverdickung bei Barosma-Arten, so dass alle Uebergänge in Bezug auf Häufigkeit des Auftretens anzutreffen sind.

### Erster Typus.

*Cornus mas* L. (Taf. XI, Fig. 1).

Vereinzelte oder einige benachbarte Epidermiszellen der Blattoberseite zeigen eine einseitige Schleimverdickung der Zellwand, welche gegen die Palissadenseite zugekehrt ist. (Ich will der Kürze halber in Folgendem diese Zellwand als die „untere“ und die unter der Cuticula liegende als die „obere Zellwand“ bezeichnen, was der topographischen Lage derselben entspricht.)



Die Seitenwände und die „obere“ Zellwand bleiben unverdickt. Der Plasmarest umhüllt nicht die Schleimmasse, sondern liegt der unverdickten Zellwand an, oder er liegt im Zelllumen. Die Schleimmembran lässt bei Alkoholpräparaten Schichtung erkennen, verquillt bei Wassereintritt und die betreffende Zelle zeigt dann kein anderes Bild als alle anderen Epidermiszellen; öfters sind die so verdickten Zellen mehr radial gestreckt, da sie meist ein intensiveres Wachstum gegen die Palissadenreihe zu zeigen, wodurch die betreffenden Palissadenzellen verkürzt werden. Bei Wiedereintritt von Alkohol wird die Schleimmembran (bei unangeschnittenen Zellen) wieder contrahiert, die Schichtung tritt meist deutlicher hervor als anfangs.

Die Entwicklungsgeschichte habe ich nicht in allen Stadien verfolgt. Soviel ich sah, ist sie analog der Entwicklungsgeschichte der ersten Stadien beim folgenden zweiten Typus, der mir im Laufe der Arbeit früher bekannt wurde. Zum gleichen Typus gehört:

*Quercus pedunculata* Ehrh. (Taf. XI, Fig. 2).

Nur hin und wieder zeigen vereinzelte Epidermiszellen oder einige benachbarte eine secundäre Membranschleimverdickung der „unteren“ Zellwand. Schichtung war hier nicht zu bemerken, die Schleimmembran liegt in Form eines schwach gelblichen, lichtbrechenden Klumpens der primären Membran an.

*Acer pseudoplatanus* L. Wie vorige.

*Malva vulgaris* L.

Nur zerstreute Epidermiszellen zeigen die secundäre Schleimverdickung.

*Althaea officinalis* L. (Taf. XI, Fig. 3).

Ausser den sehr früh im Parenchym in der Nähe der Gefässbündel angelegten, allseitig verdickten Schleimzellen legen einzelne Epidermiszellen Schleimmembranen von vorgeführtem Typus an. Die Anzahl derselben ist ziemlich gering. In abgefallenen Blättern konnte ich keine Lösung des Epidermalschleimes beobachten.

*Althaea rosea Cav.*

In der Blattepidermis finden sich hin und wieder Zellen mit Schleimverdickung der unteren Zellwand, meist auf der Blattoberseite, seltener auf der Blattunterseite. Der Plasmaschlauch zeigt gegen die Schleimmembran hin eine so scharfe Contour, dass er leicht eine Cellulosemembran vortäuschen kann (gibt jedoch keine Cellulosereaction). Ich betrachte dies Vorkommen als Uebergang vom ersten zum zweiten Typus, bei welchem auf die secundäre Schleimmembran eine tertiäre Cellulosemembran folgt.

Dieser Typus ist der einfachste und lässt sich kurz definiren: Die untere Zellwand mancher Epidermiszellen wird durch secundäre Schleimmembranen verdickt.

## Zweiter Typus.

*Tilia grandifolia Ehrh.* (Taf. XI, Fig. 4—11).

Ende März, wenn die Knospen sich merklich zu vergrößern beginnen, und dieselben durch theilweises Auseinanderweichen der Knospenhüllblätter locker geworden sind, zeigt sich folgendes Bild: Die Blättchen sind am Hauptnerv einfach gefaltet. Der Querschnitt zeigt im einfachsten Falle (an den Stellen, wo keine Gefässbündelanlage erfolgt) fünf Reihen polyedrischer, nahezu isodiametrischer, dicht gedrängter Zellen. Die beiden Epidermen treten schärfer hervor und zeigen häufig Anlage von Trichomen. Bei einem ca. 1½ cm langen Blättchen (vom 12./IV.) waren im Mesophyll in der Umgebung der Gefässbündel bereits junge Schleimzellen in Bildung, in der Epidermis noch nicht. — Bei einem 3—4 cm langen Blatte (vom 18./IV.) war eine Veränderung in der Weise vor sich gegangen, dass die Epidermiszellen der Oberseite sich bedeutend vergrößert hatten, die darunter liegende Zellreihe war radial gestreckt, das andere Gewebe zeigte geringes, allseitig proportionales Wachstum. Bei einem noch grösseren, ca. 6 cm langen Blatte (vom 12./V.) waren bereits Schleimanlagen in den Epidermiszellen erfolgt oder in erster Entwicklung begriffen. Das Plasma zieht sich an die der Cuticula zugekehrte Seite, währenddem es gegen die Palissadenseite hin eine ziemlich dicke Schleimmasse absondert (Fig. 4).

Bei Alkoholmaterial sieht man zwischen Plasma und der zusammenhängenden Schleimmasse öfters einen Raum, der von Schleimfäden radiär durchzogen ist (Fig. 11). Es ist dies offenbar eine Erscheinung, die durch das Zusammenziehen sowohl von Schleim als von Plasma in Folge der Alkoholwirkung entstanden ist. Nach Zutritt von Wasser verquillt der Schleim und das Plasma bleibt allein deutlich sichtbar (Fig. 6). Der Schleim entsteht also ausserhalb des Plasmaschlauches, zeigt bis jetzt noch keine Schichtung, sondern ist homogen, stark lichtbrechend. Nun differenziert sich der Schleim in Schichten (Fig. 5). Des Oeffteren sind diese Schichten nicht gleichartig: Die ältesten sind hyalin, die dem Plasma näheren, jüngeren, körnig, oder sie zeigen undeutliche, radiäre Streifung (Fig. 5). Weitere Schleimausscheidung von Seiten des Plasmas und damit die Differenzirung des Schleimes zu Schichten geht nun schnell vor sich (Fig. 7). Bei Wasserzutritt bleibt wieder nur das Plasma deutlich sichtbar (Fig. 6).

Die Entwicklung bis hierher würde genau dem ersten Typus entsprechen, bei welchem ich bezüglich Entwicklungsgeschichte hierher verwiesen habe. Sie ist aber noch nicht zu Ende. In einigen Fällen zeigt der Plasmaschlauch (nach Lösen des Schleimes in Wasser, behufs genauerer Beobachtung) an der der Schleimmembran zugekehrten Seite eine dichtere Beschaffenheit, ist an vielen Stellen höckerig (Fig. 8) und macht den Eindruck einer zarten, höckerigen Membran. An anderen Stellen war in demselben Blatte auch wirklich eine tertiäre Membran, bestehend aus Cellulose, abgeschieden. In älteren Blättern ist zwischen Schleimmembran und Plasma überall eine Cellulosemembran eingeschoben. Bei Alkoholmaterial ist die trennende tertiäre Membran meist in die Schleimschichten concav eingestülpt (Fig. 10), selten deutlich sichtbar. Bei Wasserzutritt drängt der quellende Schleim die tertiäre Membran nach aussen an das Plasma an (Fig. 9), oft so dicht, dass man den Vorgang genau verfolgen muss, um ihn nicht zu übersehen.

Vom morphologisch-anatomischen Standpunkt aus würde man in Fig. 9 zwei Zellen sehen, also eine Epidermis, welche an einzelnen Stellen zweireihig ist. Bei Betrachtung in Alkohol würde die obere Reihe Plasma enthalten, die untere von Schleim erfüllt sein. Bei Betrachtung in Wasser ist die Schleimmembran so gequollen, dass sie unsichtbar wird, während die tertiäre Celluloselamelle scharf

hervortritt und das ganze Gebilde würde den Eindruck einer entleerten unteren und einer oberen plasmahaltigen Zelle machen. Das Fehlen jedweden Restes von Plasma in dieser unteren vermeintlichen „Zelle“ könnte man allerdings nicht erklären.

Bei anatomischen Studien wurde die Deutung dieses Bildes als zwei Zellen auch gemacht, wie ich in den betreffenden Fällen (Senna, Barosma) ausführen werde.

Durch die Entwicklungsgeschichte geht aber deutlich hervor, dass diese morphologische Deutung unrichtig ist, denn 1. zeigen die betreffenden Epidermiszellen in keinem Stadium Theilungsvorgänge, 2. tritt die Tangentialcellulosewand relativ sehr spät auf, erst nachdem die secundäre einseitige Schleimverdickung den höchsten Grad erreicht hat, was allein zwar kein Beweis wäre, doch mit Grund 1 (keine Theilungsvorgänge) stimmt, und es nöthig macht, diese Cellulosemembran als tertiäre Verdickungsschicht aufzufassen. 3. In dieser „Pseudozelle“ ist nie Plasma nachzuweisen, auch nicht in dem Fall, wo die einzuschiebende Cellulosewand im Entstehen begriffen ist. Für die Auffassung als Verdickungsschichten ist aber das Fehlen von Plasma innerhalb der Verdickungsschichten geradezu Forderung. 4. Es ist kein analoger Fall einer Zellvermehrung durch Abscheiden einer Cellulosemembran ohne gleichzeitige Theilung von Kern und Plasma bekannt, ja sogar mit der Auffassung als Zelle unvereinbar.

Es liegt also bei *Tilia* eine einseitig stark verdickte Epidermiszelle vor, deren secundäre Membranverdickung sehr beträchtlich ist und aus Schleim besteht; die tertiäre Verdickungsschichte hingegen nur eine Celluloselamelle darstellt.

Das weitere Verhalten der Schleimepidermis ist folgendes: In einem älteren Blatte (vom 23./IX.) war die tertiäre Celluloselamelle sehr deutlich sichtbar, sie gab wie immer Cellulosereaction, während die Schleimlamellen nicht derartig reagierten. Bei durch Alkohol genügend gehärtetem Material zeigt die Schleimmembran schöne Schichtung. Das Plasma ist von der Wand abgezogen und liegt im Lumen deutlich sichtbar. Die im Herbst abgefallenen Blätter zeigen obliterirte Epidermis. An den Stellen, wo Membranschleim aufgelagert ist, sieht man diesen in Form lichtbrechender, homogener Massen. Dass eine nachträgliche Auflösung stattgefunden hätte, habe ich nicht beobachten können, wenigstens ist die tertiäre Celluloselamelle stets deutlich erhalten.

## Cassia - Arten,

welche Sennesblätter liefern.

In den Lehrbüchern der Pharmacognosie ist wohl der schleimige Geschmack der Sennesblätter angegeben, auch hie und da ein Unterschied in der Menge des Schleimes bei verschiedenen Sorten durch den Ausdruck „schleimreich“ gekennzeichnet. Der anatomische Nachweis, also der Sitz des Schleimes, ist nirgends erörtert.

Aus folgenden Untersuchungen geht hervor, dass es einzelne Epidermiszellen beider Seiten der Fiederblättchen sind, welche den Schleim in Form secundärer, einseitiger Wandverdickung beherbergen. Auf diese secundären Schleimmembranen folgt eine tertiäre Cellulosemembran; dies ist also (analog Tilia) der zweite Typus.

*Cassia angustifolia* Vahl. (*Fol. sennae* Tinnevely) (Taf. XI, Fig. 12).

Die Droge wurde in die feuchte Kammer gebracht, bis die Blättchen weich und biegsam waren, sodann mit starkem Alkohol übergossen und nach der Härtung der Untersuchung unterzogen.

Nach Vogl<sup>1)</sup>, Tschirch<sup>2)</sup> und Meyer<sup>3)</sup> sind einige Epidermiszellen durch eine Tangentialwand in zwei Zellen getheilt, wie es auch die Abbildungen zeigen.

An Alkoholmaterial ersieht man aber, dass nur die äusserste dieser vermeintlichen Zellen Plasma, die innere eine schwach gelbe, stark lichtbrechende Schleimmasse enthält. In Wasser ist dieser Schleim leicht löslich und entging daher der Beobachtung bei Präparation in Wasser. Auch in Bleiessig quillt dieser Schleim, bleibt aber in Folge verschiedener Lichtbrechung noch erkennbar. Die trennende Tangentialwand wird beim Quellen des Schleimes oft so nahe an das Plasma gedrückt, dass man sie übersehen kann. Bei mässigem Quellen durch verdünntes Glycerin oder verdünnten Alkohol wird die Schichtung der Schleimmasse deutlich (Fig. 12). Die Schichten laufen ziemlich parallel der Tangentialscheidewand. In

1) Vogl, Anatomischer Atlas, Wien 1887.

2) Tschirch, Anatomie, S. 185.

3) Meyer, Wissenschaftliche Drogenkunde, 2. Band, S. 233 u. 234.

diesem Stadium lässt es sich nicht entscheiden, ob wirklich eine partiell zweischichtige Epidermis vorliegt.

In der Droge fanden sich aber auch junge, zum Theil gut erhaltene Fiederblättchen noch am Blattspindelende. An diesen konnte ich entwicklungsgeschichtlich feststellen, dass die Epidermiszellen in jüngeren Stadien keine Tangentialscheidewände besitzen, also nicht gefächert erscheinen. Einige Zellen besitzen bereits eine Schleimverdickung der unteren Zellwand aufgelagert. Das Plasma liegt dann an der entgegengesetzten Seite unterhalb der Cuticula. Die Schleimmembran erfüllt (bei Alkoholmaterial) das Zellumen nicht gänzlich. Bei Wasserzutritt verquillt sie bis zum Plasma. Stattgehabte Zelltheilung ist nie zu beobachten. Hat die Schleimmembran dann ihre normale Dicke erreicht, so tritt eine tertiäre Verdickung in Form der erwähnten Cellulose-tangentialwand auf, und damit hat die betreffende Epidermiszelle ihre Dauerform erreicht. Es zeigen etwa zwei Drittel aller Epidermiszellen der Blattoberseite und viele der Blattunterseite diese Verdickung. Die Spaltöffnungsschliesszellen sind stets unverschleimt, ebenso die Epidermis der Blattspindel. Die durchschnittliche Dicke des im Wasser gequollenen Querschnittes erwachsener Fiederblättchen beträgt 325 Mik., davon entfällt auf die beiderseitige Epidermis 48 Mik., also ungefähr ein Siebentel, welches Verhältniss für die Menge des Schleimes bei den verschiedenen Arten von Belang ist, da die Dicke der Epidermis mit der Schleimmenge in proportionalem Verhältnisse steht.

*Cassia lenitiva* Bisch.

aus Fol. sennae alexandrinae. Es sind die gleichen Verhältnisse in Bezug auf Morphologie, doch sind hier die Schleimzellen bedeutend grösser und häufiger. Die Dicke des Blattquerschnittes im Verhältniss zur Ausdehnung der beiderseitigen Epidermis beträgt hier 185 : 88  $\mu$ . Also entfällt fast die Hälfte auf die Epidermis.

*Cassia obovata* Collad.

hält die Mitte zwischen den beiden vorigen Arten in Bezug auf Blattdicke und Epidermishöhe, nämlich 243 : 64  $\mu$ . Die Epidermis beträgt also fast ein Viertel der Blattdicke. Hier ist Blattober- und

Unterseite fast gleich ausgebildet; die Palissadenschicht der Unterseite ist nur um Weniges kürzer als die der Oberseite. Die Zahl und Grösse der Schleimzellen ist an der Unterseite nur unmerklich geringer als an der Oberseite, während der diesbezügliche Unterschied bei beiden früheren Arten auffällig war.

Nach dem anatomischen Befunde wäre die schleimreichste Art *C. lenitiva* Bisch., also die *Folia sennae alexandrinae*. *Cassia obovata* Collad. kommt der vorigen ziemlich nahe. Die schleimärmste ist *C. angustifolia* Vahl., also *Fol. sennae Tinnevely*. Da bei den Sennesblättern der Schleim keine erwünschte Zuthat ist, so wären die *Fol. sennae Tinnevely* nach dieser Richtung den anderen vorzuziehen, was sie übrigens auch wegen ihres schönen Aussehens verdienen.

Die am gleichen Standort mit *C. lenitiva* wachsende *Asclepiadee* (*Solenostemma Arghel* Hayne) zeigt an der oberen Zellwand der Blattepidermis eine starke Verdickung, welche sich als Schleim erweist, während die untere Zellwand und die Seitenwände dieser Verdickung entbehren<sup>1)</sup>.

Zum zweiten Typus gehören ferner:

*Alnus glutinosa* Gaertner. \*

Radlkofer nimmt in diesem Fall eine Epidermis an, welche aus einer doppelten Zellschicht besteht, obwohl er in dem analogen Fall der Buccoblätter dieser Auffassung Flückiger's entgegentritt. Jedenfalls hat auch *A. glutinosa* eine einschichtige Epidermis, deren Zellen vereinzelt eine secundäre Schleimverdickung zeigen, und auf diese folgt dann die tertiäre Celluloseverdickung.

*Corylus Avellana* L.

Fast alle Epidermiszellen der Blattoberseite zeigen den zweiten Typus sehr deutlich.

Die folgenden Arten zeigen gleichfalls den zweiten Typus an mehr oder weniger Epidermiszellen: *Daphne Mezereum* L., *Erica carnea* L., *Genista tinctoria* L., *Lythrum salicaria* L., *Prunus insinitia* L., *Pirus communis* L., *Rhamnus Frangula* L. und *Ulmus campestris* L.

<sup>1)</sup> Vergl. Tschirch und Oesterle, Anatomischer Atlas der Pharmakognosie, Taf. 7.

*Arbutus Unedo.*

Wie bereits erwähnt, hat Pfitzer<sup>1)</sup> bei dieser Pflanze eine zweischichtige Epidermis angenommen, Westermaier<sup>2)</sup> sagt: „dem ist nicht so; durch die Einwirkung des Wassers ist die verschleimte Epidermisinnenwand nämlich sehr stark gequollen, die beiden dünnen Grenzlamellen dieser Innenwand sind nicht verschleimt, und durch die zwischen ihnen liegende gequollene Masse nach aussen und innen stark vorgewölbt.“

Nach dieser Auffassung wäre also die Zellwand einer nachträglichen Verschleimung unterlegen, und man dürfte nicht von einer secundären und tertiären Verdickungsschichte sprechen. Da die obere Zellwand auch sehr stark verdickt ist, jedoch keine Quellung zeigt, war die Auffassung Westermaier's beachtenswerth; da sie jedoch mit meinen anderweitigen Untersuchungen nicht im Einklang stand, so verfolgte ich die Entwicklungsgeschichte:

Ein junges Blatt zeigt acht Zellreihen im Querschnitt. Die obere Epidermiszellwand verdickt sich bald äusserst stark an allen Zellen. Die Verdickungsschichte besteht aus reiner Cellulose; mit Jodschwefelsäure erfolgt sofort Blaufärbung unter momentaner Quellung. Die untere Epidermiszellwand bleibt lange noch unverdickt, nur bei wenigen sah ich die gleiche Verdickung, wie an der oberen Zellwand. Erst in Blättern, die fast ihre endgültige Grösse erreicht haben, tritt in einigen Zellen eine secundäre Wandverdickung in Form von Schleimmembranen auf. Sie wächst und erreicht ungefähr die Dicke des halben ursprünglichen Zelllumens. Lässt man Wasser zu dem Schnitt treten, so kann man sich leicht von der Abwesenheit einer Grenzlamelle im Sinne Westermaier's in jüngeren Stadien überzeugen. Doch etwas ältere Stadien zeigen bereits eine tertiäre Cellulosemembran eingeschoben, welche sehr zart bleibt. Sie zerreist oft beim Schneiden, und die durch Alkohol recht spröde gewordene Schleimmembran wird dann von ihrer ursprünglichen Lage nicht selten verschoben. Man findet sie dann als Klumpen oft ausserhalb des Gewebes, meist aber in der Zelle selbst, doch an anderer Stelle.

---

1) Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. VIII, Taf. VI, Fig. 11.

2) Westermaier, a. a. O.



Durch die Beobachtung, dass in jungen Stadien die von Westermaier als dünne Grenzlamelle bezeichnete Membran noch nicht gebildet ist, ist erwiesen, dass diese Deutung die richtige nicht sein kann. Wir haben es mit einer einseitigen, secundären Schleimmembran und einer tertiären Cellulosehaut zu thun.

Durch die secundäre Celluloseverdickung der oberen Epidermiszellwand nähert sich dieser Fall dem dritten Typus, bei welchem besagte Celluloseverdickung gleichfalls durch Schleimmembran ersetzt ist. — Dieser zweite Typus ist nach meinen wenigen Untersuchungen der verbreitetste. Er ist derart zu kennzeichnen: „Die untere Zellwand mancher Epidermiszellen wird durch secundäre Schleimmembranen verdickt, auf diese folgt dann eine tertiäre Celluloselamelle.“

### Dritter Typus.

*Salix alba* L. (Taf. XI, Fig. 13 u. 14).

Die obere Zellwand einiger Epidermiszellen wird durch Schleimmembranen verdickt, meist erfolgt dann auch die Verdickung der unteren Zellwand (Fig. 13), während die Seitenwände unverdickt bleiben. Das Plasma liegt dann zwischen den beiden Schleimmembranverdickungen. Später folgt auf diese beiden Schleimmembranen je eine zarte Celluloselamelle (Fig. 14), so dass die betreffenden Zellen durch zwei Tangentialwände in drei Kammern getheilt erscheinen und besonders bei Beobachtung in Wasser dies leicht vortäuschen können. Die Schleimmembranen zeigen deutliche Schichtung.

Radlkofer hat dies Verhalten schon erwähnt; indem er sagt:

„Bei *Salix*-Arten wurde nicht nur eine Quellung der inneren, sondern auch der äusseren Wandung beobachtet.“

Diesen Typus habe ich nur in diesem einen Falle beobachtet. Er ist derart zu kennzeichnen:

„Die obere und untere Zellwand mancher Epidermiszellen wird durch secundäre Schleimmembranen verdickt, auf diese folgt dann je eine tertiäre Celluloselamelle, während die Seitenwände unverdickt bleiben.“

## Vierter Typus.

*Barosma vulgaris*<sup>1)</sup>. (Runde Buccoblätter, Taf. XI, Fig. 15—20.)

Entwicklungsgeschichte: In jungen Blättern, nahe am Stammscheitel, ist das Blattgewebe noch nicht differenziert, es besteht aus lauter runden Zellen. Das ganze Gewebe ist (bei Alkoholmaterial) vollgepfropft mit Sphärokrystallen von Hesperidin<sup>2)</sup>. Diese Krystalle begleiten uns bis ins alte Blatt, doch in fortwährender Abnahme, so dass sie in ausgebildeten Blättern vorzugsweise nur mehr in den Epidermiszellen vorhanden sind.

Später, wenn bereits auf der Blattunterseite das Schwammparenchym, auf der Oberseite die kurzen, undeutlichen Palissadenzellen differenziert sind, strecken sich die Epidermiszellen der Blattoberseite in radialer Richtung, werden dadurch länger als breit und verdicken sich an der Cuticularseite stark. Durch Jodbehandlung tritt die Celluloseverdickung deutlich abgehoben hervor. Die Blattoberseite besitzt keine Spaltöffnungen.

Nun beginnt die erste Schleimanlage in den Epidermiszellen, indem das Plasma an die der Cuticula zugekehrte Seite tritt und nach Innen zu eine helle, lichtbrechende Schleimschicht anlegt (Fig. 20). Bei Alkoholmaterial ist diese erste Schleimschicht von der Zellwand, auf welcher sie aufgelagert wurde, oft abgezogen und zeigt sich zwischen primärer Zellmembran und sekundärer Schleimmembran ein Raum, welcher oft von radiären Schleimfäden durchzogen ist (Fig. 15 u. 20). Dies ist eine durch den Alkohol entstandene Contraction und darf nicht zu falschen Deutungen Anlass geben.

1) Vortreffliches Alkoholmaterial verdanke ich Herrn Prof. Tschirch. Herr Dr. Marloth in Capstadt hatte dasselbe gesammelt.

2) Die Sphärokrystalle zeigen die in Tschirch's Anatomie beschriebenen Reactionen auf Hesperidin, nämlich: Unlöslichkeit in kaltem und heissem Wasser, Glycerin und Alkohol, Löslichkeit mit gelber Farbe in verdünnter Kalilauge. In Ammoniak waren sie unlöslich. Es dürften dies dieselben Sphärokrystalle sein, die Lanessan (Histoire des Drogues etc. par Flückiger et Hanbury, Paris 1878, Bd. I, S. 211) für Inulin hält, Flückiger für Hesperidin. Da das Hesperidin mit der Entwicklung des Blattes zum grössten Theil verschwindet, also von der Pflanze verbraucht wird, so ist es analog dem Thein, den Opiumalcaloiden als Stoffwechselproduct und nicht als Reservestoff oder gar als Excret aufzufassen.

Die Zahl der Schleimschichten wird nun vermehrt, doch bleibt die Anzahl der unterscheidbaren Schichten immer gering, höchstens 10 Schichten kann man zählen. Es wechseln Schichten von differentem Aussehen miteinander ab. Die eine (gewöhnlich besonders breite) Schichte ist homogen, hell, stark lichtbrechend, die andere gewöhnlich schmaler, bestehend aus feinen Körnchen, deshalb dunkler und weniger lichtbrechend (Fig. 15). Auf diese folgt wieder eine breitere homogene Schichte, wie die erste und so fort in steter Alternanz (Fig. 17 u. 19). Gegen Wasser verhalten sich beiderlei Schichten gleich, sie verquellen sehr schnell und werden unsichtbar.

Ein älteres Blatt zeigte wieder auf den secundären Schleimmembranen eine tertiäre Celluloselamelle abgelagert (Fig. 19). Bis hierher wäre also die Entwicklung dem zweiten Typus analog.

Es tritt hier jedoch auf die tertiäre Celluloselamelle eine quaternäre Schleimmembran auf, welche wiederum aus einigen Schichten besteht, und auf diese wiederum eine quintäre Cellulosemembran (Fig. 17). Gleichzeitig vergrössern sich die Epidermiszellen in radialer Richtung, indem der oberste plasmahaltige Theil sich um soviel streckt, als die Verdickungsschichten an Ausdehnung gewinnen. Bei noch älteren Blättern folgt noch einmal eine Schleimmembranverdickung und darauf eine Celluloselamelle und scheint sich dies Abwechseln noch einige Male zu wiederholen. Das Ende dieser einseitigen Zellwandverdickung schliesst jedoch immer mit einer Cellulosemembran ab. — Wie oft dieser Wechsel von Schleim- und Cellulosemembran statt hat, lässt sich nicht direct zählen, denn die primären Radialzellwände und die nachträglich entstandenen Tangentialcellulosewände wandeln sich später auch in Schleim um und zerreißen (Fig. 18). Vielleicht geschieht dies beim Eintritt der Regenperiode. Die einzelnen Schleimmembranen verquellen dann miteinander und verlieren dadurch die Schichtung. Die Blattepidermis wird dabei an der Oberseite linsenförmig aufgetrieben. Der Schleim liegt nun in Form von unregelmässigen, gekörnten Massen zwischen der Palissadenschicht und den jüngst entstandenen Verdickungsschichten, deren Cellulosemembranen noch intact sind. Diese direct unterhalb des Plasma liegenden Verdickungsschichten zeigen nicht selten noch regelmässige Schichten. Oft sind in der gekörnten Schleimmasse grössere oder kleinere Hohlräume; die grösseren werden dann meist durch Schleimstränge brückenartig

durchzogen. Wenn auch in Folge des beschriebenen Verhaltens die Zahl der aufeinanderfolgenden Schleim- und Celluloseverdickungen nicht ermittelt werden kann, so ergibt sich das öftere Wiederholen dieses Vorganges aus der Mächtigkeit der abgelagerten Schleimmasse.

Da ich diese Entwicklungsstadien nicht an ein und demselben Blatte, sondern an verschiedenen alten Blättern beobachtete, so war es rathsam nachzusehen, ob nicht dimorphe Blätter vorliegen, was die entgegengesetzten Ansichten Flückiger's und Radlkofer's über die zweischichtige oder einfache Epidermis leicht erklärt hätte.

Es stellte sich bald heraus, dass kein Dimorphismus der Blätter vorliegt. Denn an dem gleichen, nicht zu jungen Blatte hatten die Epidermiszellen an der Blattbasis bereits secundäre Schleimmembranen, doch noch keine tertiäre Cellulosemembran, während sie in der Blattmitte die tertiäre Cellulosemembran und dann noch einmal Schleimmembranen, und sogar noch eine zweite Cellulose tangentialmembran zeigten. Die Basis des Blattes ist eben in der diesbezüglichen Entwicklung noch nicht so weit, wie die Blattmitte. In älteren Blättern sind sowohl in der Blattmitte als an der Basis und dem Scheitel die abwechselnden Schleim- und Cellulosemembranverdickungen der Epidermiszellen gleich vorgeschritten.

Bei keiner dieser Beobachtungen war eingetretene Zelltheilung wahrzunehmen, doch konnte ich das Einschieben der Cellulose tangentialwand (wie bei *Tilia*) etwas eingehender verfolgen: Ich sah, dass die Plasmahautschicht, welche sonst in unregelmässiger Form gegen die Schleimmembran zu abgrenzt (Fig. 16a), vor Einschieben der Celluloselamelle eine ebene Gestalt annimmt, sich verdichtet und an ihrer Peripherie fest wird, endlich die Form und Reaction einer Cellulosemembran annimmt (Fig. 16b). Das Ausbleiben von Zelltheilung und die Art des Einschiebens der Cellulose tangentialwand sprechen wieder für die Richtigkeit der Auffassung des Geschilderten als secundäre, tertiäre, quaternäre etc. Verdickungsschichten.

An der Blattoberseite zeigen sämmtliche Epidermiszellen diese Schleimverdickung, während an der Blattunterseite nur wenige Epidermiszellen und zwar vorzugsweise solche in der Nähe der Gefässbündel dieselbe Erscheinung zeigen.

Betrachtet man das ausgebildete Blatt in Wasser, ohne Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte, so wird man freilich den Eindruck einer zwei- bis mehrschichtigen Epidermis erhalten, da der

gequollene Schleim nicht sichtbar, die übereinanderliegenden Cellulose-tangentialhäutchen jedoch deutlich wahrnehmbar sein werden.

Ob späterhin noch andere Veränderungen in der Schleimmasse eintreten, konnte ich nicht verfolgen, da das mir zur Verfügung stehende Alkoholmaterial nur blühende Zweige enthielt. Abgeworfene Blätter würden dies am besten beantworten; solche standen mir begreiflicher Weise nicht zur Verfügung.

In den Internodien war weder in der Epidermis noch im Gewebe Schleim nachweisbar.

### *Barosma betulina* (Droge).

Die jüngsten Blätter der Droge zeigten in den Epidermiszellen bereits Schleimverdickung und eine Cellulose-tangentialwand, oder (seltener) nochmalige Schleimauflagerung und eine zweite Cellulosemembran. Das Gleiche zeigen auch die ältesten Blätter der Droge, meist also nur eine secundäre Schleimmembran mit darauffolgender tertiärer Celluloselamelle, also den zweiten Typus. Ob die Epidermiszellen damit schon den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht haben, kann ich nicht entscheiden. Ich fand nirgends Angaben über die Sammlungszeit der Blätter. Fällt diese vor Abschluss der Ausbildung der Blätter, so wäre möglich, dass ältere Blätter ein ebenso zahlreiches Wechseln von Schleim- und Cellulosemembranverdickungen zeigen, wie die von *B. vulgaris*.

Sämmtliche Epidermiszellen der Blattoberseite zeigen diese einseitigen Membranverdickungen, die der Unterseite nur in der Nähe der Gefäßbündel. Diese sind gewöhnlich kleiner als die der Blattoberseite. Die Zellwandparthie, welche beiderseits an die Schleimmembranen grenzt, ist meist verschleimt und der homogene, lichtbrechende Membranschleim erscheint wie in lysigene Höhlen eingelagert. Doch sieht man bei Behandlung mit Wasser die noch hie und da intact gebliebenen Zellwandreste an der Palissadenseite ansitzen. Sie geben Cellulosereaction. Junge Blätter zeigen nach der Behandlung in feuchter Kammer schöne Schichtung der Schleimmembranen, die primären Zellwände sind noch intact, noch nicht verschleimt.

In der Schleimmasse selbst treten nach Behandlung des Schnittes mit Wasser nicht selten zarte, dendritisch verzweigte Hesperidin-kriställchen hervor.

Wenn auch bei *B. betulina* die Entwicklungsgeschichte mir fehlt, so wird aus der Analogie mit *B. vulgaris* und mit den folgenden noch zu beschreibenden *Barosma*-Arten kein Zweifel obwalten können, dass hier nicht eine zwei- oder mehrschichtige Epidermis vorliegt, sondern abwechselnd durch Schleimmembranen und Cellulosemembranen verdickte Epidermiszellen.

Die diesbezügliche Auffassung Vogl's und Flückiger's habe ich schon Eingangs angeführt. Radlkofer's Ansicht geht dahin, dass es auch hier die stark verdickte innere Wandung der Epidermiszelle sei, welche der Verschleimung unterliegt und dass eine oberste und eine unterste Schicht dieser Wandverdickung nicht in den Verschleimungsprocess eingegangen zu sein scheinen und Blaufärbung mit Jod-Schwefelsäure geben. Radlkofer hat dies also anatomisch richtig gedeutet, nur liegt entwicklungsgeschichtlich ein Irrthum vor, da nicht eine ursprünglich anders zusammengesetzte, also eine Cellulosewandverdickung, einen nachträglichen Verschleimungsprocess eingeht und dabei die oberste und unterste Grenzlamelle intact lässt, sondern es tritt von Anfang an eine Schleimmembranverdickung auf, auf welche zum Schluss eine Celluloseverdickung folgt.

Die zwischenliegenden Cellulosemembranen, die erst bei relativ starker Schleimmembranverdickung auftreten, haben sicher den Zweck der Festigung, welche den Schleimmembranen gänzlich abgeht.

### *Barosma crenata* (Droge).

Mehrere aus der Droge ausgelesene Zweigspitzchen veranlassten mich, die Entwicklungsgeschichte zu verfolgen. Das Material wurde deshalb in die feuchte Kammer gebracht, dann mit Alkohol gehärtet.

Die jüngsten Stadien zeigten radial gestreckte Epidermiszellen, doch noch keine Schleimverdickung. Das ganze Blattgewebe ist so dicht mit Hesperidin erfüllt, dass es ein undeutliches Bild giebt, doch bei Zuflusslassen von verdünnter Kalilauge plötzlich sich deutlich in allen Details präsentirt. Etwas ältere Blätter zeigten secundäre Schleimmembranen an der unteren Zellwand aufgelagert, an der oberen Zellwand einen grossen Plasmakörper, welcher bis zur Schleimmembran reicht. Plasma und Schleim waren durch eine Cellulosemembran noch nicht getrennt. Bei einem älteren, jedoch

noch kaum 3 mm langen Blättchen hatten nur vereinzelte Zellen die tertiäre Cellulosemembran noch nicht eingeschoben, die meisten erschienen durch das Einschieben derselben bereits gekammert. In den secundären Schleimmembranen oder zwischen diesen und der tertiären Cellulosemembran ist Plasma niemals wahrzunehmen. Dies liegt vielmehr als grosser deutlicher Körper zwischen der oberen Zellwand und der tertiären Cellulosemembran. Bei noch älteren Blättern ist in allen Epidermiszellen die tertiäre Cellulosemembran eingeschoben. Bei den ältesten Blättern, aus denen die Hauptmenge der Droge besteht, sind die zwischen den Schleimmembranen liegenden radiären Zellwände mehr oder weniger verschleimt und verquellen bei Wasserzusatz, oder sie sind schon verquollen, was zur Deutung von grossen lysigenen Schleimhöhlen führen könnte. Ein mehrfaches Wiederholen von Schleim- und Celluloseverdickung konnte ich in den Blättern der Droge nicht constatiren.

An der Blattunterseite zeigten nur an einigen Stellen die Epidermiszellen diese Verschleimung. Die Schleimmembran wird durch Jod-Schwefelsäure gelb bis bräunlich, durch Chlorzinkjod wird sie nicht gefärbt.

*Barosma crenulata* (Droge).

Es liegen die gleichen Verhältnisse vor, wie bei *B. crenata*. Der kurze Blattstiel und Stengel hat keine Schleimepidermis und keine Schleimzellen im Inneren des Gewebes.

*Barosma serratifolia* (Droge).

Es finden sich die gleichen Verhältnisse wie bei *B. crenata*. Ein Unterschied ist der, dass einzelne Epidermiszellen keine Schleimverdickungen angelegt haben. Sie zeigen natürlich dann auch keine Cellulose tangentialwand. Die diesen Zellen benachbarten bleiben in der Mächtigkeit der angelegten Schleimmembran gegenüber den anderen Zellen zurück und zeigen auch nicht die nachträgliche Verschleimung ihrer primären Zellwand. Solche Zellgruppen bleiben auch später mit den Palissadenzellen in fester Verbindung, während die anderen Zellen bei der nachträglichen Verschleimung ihrer primären Membran verbandlos werden. Man sieht dann in älteren Blättern mehrere lysigene Schleimhöhlen, welche durch diese Zell-

1) Bez. solcher lysigener Schleimhöhlen vergl. Tschirch, Anatomie, S. 202.

brücken von einander getrennt sind, während bei alten Blättern von *B. vulgaris* eine einzige grosse Schleimhöhle zwischen Palissadenzellreihe und dem von der Epidermis übrig gebliebenen Theile entsteht.

Die Epidermis der Blätter von *B. crenata*, *B. crenulata* und *B. serratifolia* zeigt in der Droge nur den zweiten Typus. Bei *B. vulgaris* und *B. betulina* ist der vierte Typus sicher constatirt. Er wäre derart zu kennzeichnen: „Die untere Zellwand fast aller Epidermiszellen wird durch secundäre Schleimmembranen und eine tertiäre Cellulosemembran, dann durch quaternäre Schleimmembranen und eine quintäre Cellulosemembran und so fort verdickt.“

Der Schleim der Epidermis bei Blättern besteht demnach ebenso wie der der Samenepidermis aus secundären, einseitigen Verdickungsschichten der Zellwand.

In den Zellen der Samenepidermis bestimmter Arten wird immer die „obere“ unter der Cuticula liegende Zellwand verdickt, bei den Schleimepidermen von Blättern die „untere“, den Palissaden zugekehrte Zellwand, selten auch die „obere“ (*Salix*-Arten). Die Schleimmembranen der Blattepidermiszellen werden stets sofort als echter Schleim angelegt, sie entstehen nie durch nachträgliche Umwandlung einer andersartigen Substanz. Sie zeigen, vom ersten Moment des Auftretens an, alle Reactionen des echten Schleimes. Sie quellen in Wasser, werden durch Alkohol gefällt und geben nie die Cellulosereaction, sondern werden mit Jod-Schwefelsäure nicht oder gelb bis bräunlich gefärbt.

In allen bis jetzt bekannten und den von mir untersuchten Fällen ist es nicht eine subepidermale Zellschicht, in welcher die secundären Schleimanlagen statthaben. Es ist daher die Bezeichnung „subepidermale Schleimzellen“ gegenstandslos geworden.



## V.

**Zellen mit Schleimmembranen innerhalb des Gewebes vegetativer Organe.**

Im Innern des Pflanzenkörpers treten im Gegensatz zu den einseitigen Schleimmembranverdickungen der Schleimepidermen allseitige Schleimmembranverdickungen auf. Nur bei *Loranthus*- und *Viscum*-Blättern<sup>1)</sup> und im Thallus der *Marchantien*<sup>2)</sup> sind die Schleimverdickungsschichten einseitig angelegt; in allen anderen bekannten Fällen ist die sekundäre Membranschleimverdickung eine allseitige, sie braucht jedoch keineswegs nach allen Seiten hin gleich stark entwickelt zu sein.

Alle Pflanzenschleime, die sicher als sekundäre Verdickungen der Zellwand erkannt sind, zeigen bei geeigneter Behandlung Schichtung (bei frischem Material durch Behandlung mit Alkohol, bei trockenem durch Behandlung mit Wasser oder Glycerin und nachträglicher Alkoholbehandlung). Diese Schichtung dürfte den besten morphologischen Unterschied zwischen Membran- und Zellinhaltschleimen abgeben. Die Zellinhaltschleime erscheinen als eine homogene Masse (Orchisschleim, Raphidenschleim), oder sie werden durch Alkohol nur grobkörnig gefällt (*Ornithogalum*, *Ampelopsis*, *Abies pectinata*). Einer gewissen Reserve über die Morphologie der Zellinhaltschleime bedarf es allerdings noch, da der Beweis für die Entstehung der letztgenannten Schleime im Zellinhalte nur für *Orchis* und *Symphytum* erbracht ist.

Radlkofer sagt: „Allem Anschein nach nehmen gleich dem Orchisschleim auch jene im Zellinhalte ihre Entstehung, welche bei gewissen *Musaceen*, *Liliaceen*, *Balsamineen* und *Oenothera* die in besonderen Zellen enthaltenen Raphidenbündel umhüllen. Tschirch<sup>3)</sup> ist derselben Meinung für die in den Raphidenschläuchen vorkommenden Schleime.

Nur die Membranschleime, welche in ihrem späteren Dasein bereits einer Verflüssigung unterworfen waren, haben die Schichtenstruktur

---

1) Vergl.: Marktanner-Turneretscher, a. a. O.

2) Vergl.: Prescher a. a. O.

3) Tschirch, Anatomie, S. 125.

mehr oder weniger verloren. Die Schleimschläuche, welche im Mark der *Tilia* durch Resorption der trennenden primären Zellwände entstehen, zeigen manchmal noch deutliche, manchmal nur schwach angedeutete und öfters gar keine Schichtung der Schleimmasse mehr (Tschirch).

*Tilia grandifolia* Ehrh. (Taf. XI, Fig. 21—24, Taf. XII, Fig. 1—11).

Entwicklung der Schleimzellen: Sie wurde beobachtet an jungen Trieben, die am 28. April gesammelt waren.

Die Schleimzellen werden äusserst frühzeitig angelegt. Im Meristem des Sprossscheitels ist noch keine Differenzirung wahrnehmbar. Einige Millimeter zurück, knapp oberhalb des jüngsten Blattes, das aus der Knospenlage herausgetreten ist, beginnt die Anlage der primären Gefässbündel und der ersten Schleimzellen im Mark. Ein wenig später entwickeln sich die in der primären Rinde. Im weiteren Verlauf tritt in der secundären Rinde noch ein drittes Verbreitungsgebiet auf.

Die erste Differenzirung von den anderen Markzellen ist die, dass einzelne Zellen grösser werden und durch ihr dichteres Plasma auffallen (Taf. XII, Fig. 3). Sie enthalten nie Chlorophyll oder Stärke; letztere fehlt zu dieser Zeit auch dem übrigen Gewebe. Sehr häufig theilen sich solche Zellen und es stehen dann 2—3, seltener 4 oder mehr dieser auffälligen Zellen im Querschnitt nebeneinander (Taf. XII, Fig. 4). Solche Schwesterzellen unterliegen dann alle der Schleimverdickung<sup>1)</sup>. In diesem Stadium ist noch keine secundäre Verdickung oder eine in Wasser quellende Substanz nachzuweisen. — Nun scheidet das Plasma eine Schleimlösung zwischen Zellwand und Plasmaschlauch ab. In Alkoholpräparaten erscheint der Schleim als sehr feinkörnige Masse gefällt. Die Körnchen zeigen zart bis stark ausgeprägte radiäre Anordnung, Schichtenbildung ist noch nicht wahrnehmbar (Taf. XI, Fig. 21). Das Plasma wird hierbei verringert, der Zellkern ist noch deutlich sichtbar. Der

1) Trecul (L'Institut 1862) giebt das Entstehen von Tochterzellen in flüssigem Schleime einiger seltener Zellen bei *Tilia corallina* an. Er hat keine Zeichnungen seiner Arbeit beigelegt; ich vermüthe, dass sich Trecul durch solche Gruppen von verschleimten Schwesterzellen täuschen liess. Die von mir untersuchten *Tilia*-Arten zeigten kein Bild, welches Trecul's Deutung zuliesse. Ausserdem ist die Bildung von Tochterzellen in einer verflüssigten Membran eine Unmöglichkeit.

Schleim, den man nun zum ersten Male wahrnimmt, liegt ausserhalb des Plasmaschlauches. Im einfachsten und häufigsten Fall liegt das Plasma ziemlich in der Mitte der Zelle. Manchmal liegt es jedoch excentrisch oder bleibt an einer Seite der Zellwand anhaften (Taf. XI, Fig. 24 und Taf. XII, Fig. 8). Es erfolgt dann eine einseitige Ausscheidung von Schleimsubstanz, welche Einseitigkeit im weiteren Verlaufe wieder mehr oder weniger ausgeglichen wird. Das Plasma verringert sich, schmilzt jedoch nicht rund ab, sondern es zeigt Fortsätze, welche in die Schleimmasse oft bis an die Zellwand hineinragen (analog den Tüpfelkanälen, Taf. XI, Fig. 24 und Taf. XII, Fig. 8). Manchmal wird ein Theil eines solchen Plasmafortsatzes durch die Schleimmembran abgequetscht (Taf. XI, Fig. 24pa). Er wird später ganz resorbirt. Die Plasmafortsätze werden im Verlaufe der Entwicklung auch resorbirt, indem die äussersten Theile desselben abgegliedert werden, manchmal bleiben noch perlschnurartig abgegliederte Theile eine Zeit lang erhalten (Taf. XII, Fig. 11), um endlich auch zu verschwinden.

Die betreffenden Zellen wachsen noch während dieser Vorgänge. Nun tritt in der körnigen Schleimmasse eine Gruppierung der einzelnen Körnchen ein, welche zuerst zu schwacher Andeutung von Schichtenbildung (Taf. XI, Fig. 22) und im weiteren Verlaufe zu der ausgeprägten Schichtung führt (Taf. XI, Fig. 23). Das Plasma sondert hierbei fortwährend neue Schleimlösung ab und schwindet dabei immer mehr. Die sich bildenden Schleimschichten richten die Art ihres Verlaufes nach der Formgestaltung des Plasma, und da dieses eine mannigfaltige Gestaltung annehmen kann (Taf. XI, Fig. 24 und Taf. XII, Fig. 1 u. 8), zeigen auch die Schleimmembranen verschiedene Gestaltung — bald sehr regelmässig centrisch, bald excentrisch, bald einseitig, bald wellig verbogen oder ganz gestört und in ihrem Verlauf nicht deutlich erkennbar. Lässt man Wasser zu dem Schnitt fliessen oder färbt man den Protoplasten, so sieht man in der Gestalt des letzteren bald die Ursache der Form, welche die Schleimschichten angenommen haben (Taf. XII, Fig. 1 u. 8).

Während der Entwicklung der Schleimzellen enthalten die benachbarten Zellen keine Stärke. Nur die Stärkescheide hebt sich (im Querschnitt) bei Jodbehandlung als stärkeführend ab. Der weitere Entwicklungsgang ist sehr einfach und geht sehr rasch vor

sich: Das Plasma scheidet unter eigener Resorption stets neue Mengen Schleims ab; dieser Schleim lagert sich dann schichtenweise auf die schon vorhandenen Schichten centripetal ab (Taf. XII, Fig. 2) und erfüllt schliesslich die ganze Zelle, einen oft nur sehr geringen Plasmarest hinterlassend (Taf. XII, Fig. 5). Im zweiten Internodium sind schon völlig entwickelte Schleimzellen wahrzunehmen, während das erste Internodium die beschriebenen Entwicklungsstadien zeigt und kaum  $\frac{1}{2}$  cm Länge erreicht hat.

Die sich berührenden Schleimschwesterzellen werden im weiteren Verlaufe meist zu einer lysigenen Schleimhöhle, indem die einander berührenden primären Zellwände einer chemischen Veränderung, der Verschleimung unterliegen, während die Zellwände, welche nicht an Schleimzellen grenzen, stets intact bleiben<sup>1)</sup>. Morphologisch bleibt in diesen Fällen die verschleimte primäre Membran wenigstens Anfangs unverändert. Man kann sie an Alkoholmaterial oft deutlich verfolgen. Bei Wasserzutritt verschwindet sie, bei Alkoholzusatz tritt sie (an unangeschnittenen Zellen) wieder sehr deutlich auf, man kann sie dann äusserst genau verfolgen, weil die Schleimmembranen erst nach längerer Alkoholbehandlung wieder sichtbar werden. Eine derartig dem Verschleimungsprocesse unterworfenen primären Membran giebt bis zu dem Zeitpunkt, in dem sie wasserlöslich wird, also ganz umgewandelt ist, Cellulosereaction, dann nicht mehr. So werden z. B. in lysigenen Schleimhöhlen Membranreste gefunden, welche der unverschleimt bleibenden Aussenwand ansitzen, diese geben noch Cellulosereaction.

In allen Internodien haben sich so eine Anzahl von Schleimzellen in kurzer Zeit gebildet. Die meisten verbleiben jedoch nicht allzu lange in diesem Stadium, es treten Lösungserscheinungen ein, die jedoch sehr langsam vorschreiten, oft Jahre lang andauern oder zeitweise sistirt bleiben, und doch fast nie mit vollständiger Lösung und Abfuhr der gelösten Schleimmembranen enden. Zur Blüthezeit bemerkte ich die ersten Auflösungsstadien in den diesjährigen Internodien. Die Auflösung erfolgt in folgender Weise: Eine oder mehrere Schleimschichten werden verflüssigt, durch die Alkoholeinwirkung erscheinen sie körnig gefällt; es sind dies meist zuerst die innersten. Hierauf tritt durch Verbrauch, resp. Abfuhr der Stoffe der

---

1) Vergl.: Tschirch, Anatomie, S. 215.

verflüssigten Schleimmembran, eine Lockerung anderer Schichten ein und diese verfallen dem gleichen Schicksal. Die Lösung der Schichten erfolgt von innen nach aussen; doch wird meist nicht regelmässig eine Schichte und dann die nächst anliegende gelöst, sondern es bleiben Zwischenschichten oft länger erhalten (Taf. XII, Fig. 6). Sind nun mehrere Schichten gelöst und das Gelöste fortgeführt, so sieht man bei Alkoholpräparaten im Lumen locker vertheilte Körnchen, bestehend aus durch Alkohol gefällttem Schleim, welcher bereits in Lösung gegangen war, und an der primären Zellwand noch mehrere Schichten von intactem Schleim (Taf. XII, Fig. 7). Meist beobachtet man ein glattes Abschmelzen der Schleimmembranen, selten Lösungserscheinungen mit radialen Rissen der Schleimmembran (Taf. XII, Fig. 10).

Geht die Lösung noch weiter, so wird das Lumen entleert, und es bleibt nur ein Zellwandbelag, bestehend aus einigen Schleimschichten, übrig, oder selten wird die Zelle ganz entleert und man erkennt sie nur mehr durch ihre bedeutendere Grösse, gegenüber den benachbarten Zellen ohne Schleimverdickung, manchmal obliterirt sie. Der Fall der gänzlichen Auflösung der Schleimmembranen kommt jedoch höchst selten vor.

Der gelöste Schleim scheint dann ausserhalb der Entstehungszelle in Stärke umgewandelt zu werden. Wenigstens sind bei Zellen, welche Auflösungsstadien zeigen, die Nachbarzellen und fast ausnahmslos nur diese mit Stärke dicht erfüllt. Auch die Mark- und Rindenstrahlen führen zu gleicher Zeit Stärke. Nach dem Blattfall verschwindet die Stärke aus den um die Schleimzellen liegenden Zellen und aus den Mark- und Rindenstrahlen. Die Schleimzellen verbleiben über Winter ohne merkliche Veränderung, erst im zweiten bis dritten Jahre ist die Entleerung hier und da so weit vorgeschritten, dass nur mehr an der primären Zellwand ein Belag von Schleimschichten übrig bleibt, während an anderen Schleimzellen sich die Auflösung weit weniger bemerkbar macht, so dass ich in achtjährigen Aesten neben stark entleerten noch wenig veränderte Schleimzellen antraf. Eine vollständige Lösung des Schleimes in allen Zellen einer auch nur eng umgrenzten Parthie habe ich überhaupt nie beobachtet.

Um über die Zeit der Anlage der Schleimverdickungen, über das weitere Verhalten derselben und über den Fortschritt der Auf-

lösungen ein klares Bild zu erhalten, habe ich ein grosses Material untersucht. Es erstreckten sich die Beobachtungen auf das Mark von ein-, zwei-, drei-, vier- und fünfjährigen Internodien während der Dauer eines ganzen Jahres, indem ich zu neun verschiedenen, je ca. sechs Wochen auseinanderliegenden Zeiträumen Material untersuchte; die Befunde habe ich tabellarisch notirt. Ich sehe von der Wiedergabe der Tabellen ab, weil ich die Befunde hier kürzer erörtern kann.

Die diesjährigen Internodien zeigen von der Knospenentfaltung an (12. April) bis zur Zeit der Blüthe (15. Juli) die ersten Anfänge der Anlage von Schleimverdickungsschichten, weiter vorgeschrittene Stadien und schliesslich Schleimzellen mit ganz ausgebildeten Schleimverdickungsschichten.

Zur Blüthezeit beginnen in den ältesten diesjährigen Internodien zuerst die ersten Auflösungserscheinungen bei einigen Zellen, während andere intact bleiben. Die Auflösung dauert nun bis zum Laubfall an, dann scheint sie sistirt zu werden. Sie ist bis dahin an einzelnen Stellen und einzelnen Zellen wenig wahrnehmbar, an anderen mehr und an dritten Stellen ist sie bis zur Bildung einer Höhlung vorgeschritten.

Im Mark mehrjähriger Internodien zeigt sich weder im Frühjahr noch zu irgend einer anderen Zeit eine Wiederranlage von Schleimschichten auf schon vorhandene oder die Anlage neuer Schleimmembranen in bisher normalen Zellen. Die Auflösungsvorgänge, die über Winter unterbrochen waren, heben im Frühjahr wieder an, schreiten jedoch langsam und in unregelmässiger Weise vor, so dass in fünf- und mehrjährigen Internodien die meisten Schleimzellen entweder eine grosse Höhlung besitzen oder nur einen dünnen Schleimbelag auf der primären Zellwand zeigen oder seltener fast ganz entleert sind. Hier und da findet man jedoch auch Schleimzellen, welche ganz intact erscheinen.

In der primären Rinde tritt im zweiten Jahre, wenn die secundäre Rinde eine gewisse Mächtigkeit erlangt hat, eine Obliteration der zum Theil entleerten Schleimzellen ein. Man sieht dann in der primären Rinde drei- und mehrjähriger Zweige nichts mehr von den grossen Schleimzellen. Im Mark tritt die Obliteration weniger deutlich hervor.

### Verbreitung der Schleimzellen, ihre Anzahl und Grösse.

Im Rindenparenchym der Wurzel sind häufig Schleimzellen anzutreffen. — In den Internodien finden sich im Mark auf einem Durchschnitte 7—9 Schleimzellen von einem Querdurchmesser von 140—230  $\mu$ ; in der primären Rinde 15—20 Zellen mit einem Querdurchmesser von 100—230  $\mu$ ; in der secundären Rinde treten in den Rindenstrahlen zahlreiche tangential gestreckte, kleinere Schleimzellen auf. — Im Rindenparenchym des Blattstieles sind in einem Durchschnitt 30—40 Schleimzellen mit einer Durchschnittsgrösse von 65  $\mu$ . — In den Blättern treten in der Umgebung der Gefässbündel Schleimzellen auf. Sie sind am Primärnerv in grösserer Anzahl als an den Secundär- und Tertiärnerven. In der Umgebung der Quaternärnerven und im übrigen Mesophyll treten keine Schleimzellen auf. Die in der Blattepidermis auftretenden habe ich schon unter Schleimepidermen besprochen. — Die Hüllblätter der Blattknospe zeigen im kleinzelligen Gewebe viele, bis 100  $\mu$  grosse, Schleimzellen. Der Raum, den diese einnehmen, ist oft bedeutend grösser als der des übrigen Gewebes. Ich zählte an der Basis des äusseren Hüllblattes im Querschnitt gegen 80 solcher. Sie liegen oft in Nestern zu 20 und mehr nebeneinander beisammen. Dieses gruppenweise Vorkommen erklärt die Bildung der grossen Schleimlücken, welche Tschirch in der Anatomie (S. 201) bespricht. Sie entstehen durch nachträgliches Verschleimen der primären Cellulosewände, welche beiderseits an Schleimzellen grenzen. Zum Studium der Auflösungsstadien eignen sich die Knospenschuppen am besten, denn man trifft hier zu jeder Zeit die mannigfaltigsten Stadien. — Im Mark des Blütenstiels sind an einem Querschnitt 1—2, im Rindenparenchym ca. 18 Schleimzellen. — Im Vorblatt fand ich an einem Durchschnitt in der Umgebung des Gefässbündelhauptstranges 18—25 und im Mark 1—2 Schleimzellen. — In den Kelch- und Kronenblättern, im Staubblatt und in der Wand des jungen Fruchtknotens sind auch Schleimzellen vorhanden. — In der ausgebildeten Fruchtschale und im Samen sind keine anzutreffen.

Einer localen Anhäufung von Schleimzellen an einer Stelle muss ich noch gedenken. Professor Hartwich hat mich auf dieses Vorkommen aufmerksam gemacht. Die Caulomparthie, gerade unter-

halb der Stelle, wo die Knospe aufsitzt, ist seitlich hervorspringend, und in dieser Gewebeparthie sind auffällig viele Schleimzellen angelegt (Taf. XII, Fig. 9). Nach Aufbruch der Knospen und Wachsen des neuen Zweiges bis zu  $1\frac{1}{2}$  cm Länge (18. April) fand ich die Schleimzellen an diesem Orte meist intact, auch noch viel später waren es die meisten; erst wenn der neue Zweig seine volle Entfaltung erreicht hat, ist ein grösserer Theil der Schleimzellen in Auflösung begriffen, ein ungefähr ebenso grosser Theil ist auch zu dieser Zeit noch intact.

In allen aufgezählten Organen findet später eine theilweise Resorption der Schleimmembranen statt, nur die Blattepidermis macht hiervon eine Ausnahme. — Eine vollständige Auflösung konnte ich in keinem Organe constatiren.

Im Längsschnitt erscheinen die ausgewachsenen Schleimzellen fast immer grösser als im Querschnitt, also der Organlängsachse nach gestreckt. Sie stehen in der Rinde und im Mark der Internodien übereinander, so eine lange Kette von Schleimzellen bildend (Taf. XII, Fig. 9), welche nur selten an einer Stelle unterbrochen oder etwas seitlich verschoben ist. Verschleimen dann die sie trennenden Zellwände, was sehr oft vorkommt, so resultiren äusserst lange Schleimschläuche.

Die im Herbst abgefallenen Organe, also Blätter und Früchte, habe ich sofort nach dem Abwerfen in Alkohol gelegt und der Untersuchung unterzogen. Sie zeigen, dass die Schleimzellen (ausgenommen die der Blattepidermis) zum grössten Theile entleert sind; vollständige Auflösungen waren aber nie eingetreten. In den Blatt- und den Fruchtsielen waren an den Stellen, wo sonst Schleimzellen vorkommen, oft grössere Gewebslücken entstanden.

*Tilia parvifolia Ehrh., T. americana, T. argentea*

zeigten bei gelegentlichen, nicht eingehenderen Beobachtungen dieselben Verhältnisse wie *T. grandifolia*.

*Sparmannia africana,*

eine Tiliaceae, hat grösseres Mark und eine schmalere Rinde wie *Tilia grandifolia*, die Schleimmembranen stimmen mit dieser vollkommen überein.



*Hibiscus syriacus*

zeigt viel Analogie mit *Tilia*. In Mark und Rinde jüngerer Achsenorgane waren zahlreiche Schleimzellen. In älteren Organen, besonders in den Blüthenstielen waren die Schleimzellen oft in Lösung begriffen.

*Theobroma Cacao* L.<sup>1)</sup>.

Tschirsch<sup>2)</sup> betont die Analogie der Schleimmembranen der Cacaoschalen mit denen der Tiliaceen.

Die Entwicklungsgeschichte konnte ich Materialmangels wegen nicht verfolgen. Schleimzellen mit schöner Schichtung fand ich zahlreich in der Stammrinde, dem Blatt- und Fruchtsiel und besonders in der Fruchtwand, dann in der Samenschale<sup>3)</sup>, in welcher ein fast ununterbrochener Mantel, bestehend aus einer Schleimzellschicht, den Samen umhüllt.

In der Stammrinde, im Blatt- und Blüthen-, resp. Fruchtsiel, sah ich des Oefteren einen in der Längsachse des Organs gestreckten Schleimgang; er entsteht durch Verschleimung und Lösung der trennenden Querwände übereinanderstehender Schleimzellen, also lysisen<sup>3)</sup>. Auch in der älteren Fruchtschale fand ich oft Schleimräume, die aus 3—4 Schleimzellen durch Verschleimen ihrer primären Membran entstanden waren. Sie hatten im Querschnitt eine Grösse von durchschnittlich 320  $\mu$ . Die grössten ergaben einen Querdurchmesser von 430  $\mu$ . — Die Schleimzellen der Samenschale sind im Querschnitt ca. 120  $\mu$  gross. Auflösungsstadien sind in grösseren Früchten häufig. Die Schleimmembranen verlieren dann allmählich ihre Schichtung. An reifen Samen und der Droge ist der Mantel von Schleimzellen der äusseren Samenschale oft obliterirt, der Schleim alsdann fast vollständig gelöst.

Die morphologischen Befunde an den Schleimzellen lassen die Analogie mit denen der Tiliaceen nicht verkennen.

1) Das Material verdanke ich Herrn Prof. Tschirsch, der es von seiner Reise nach Indien mitbrachte.

2) Tschirsch, *Anatomie*, S. 203 und Fig. 202.

3) van Tieghem (*Sur les canaux à gomme d. Sterculiacées*, *Bull. soc. bot. de France* 1885, S. 11) hält sie für schizogene Schleimgänge.

*Althaea officinalis* L.

(Taf. XII, Fig. 12—14 und Taf. XIII, Fig. 1—7.)

Trecul<sup>1)</sup> beschrieb (1862) die Entstehung der Schleimzellen der Malvaceen. Nach seiner Untersuchung wird das Plasma schaumig und enthält dann Schleim. In den meisten Fällen differenziert sich der Schleim dann zu concentrischen Verdickungsschichten, durch welche oft Tüpfel geführt sind. Auch das Abwechseln von dichten, hellen und weniger dichten, körnigen Schichten hat Trecul angegeben. Das spätere Verflüssigen der Schleimzellen und die Verwendung ihres Inhaltes zur Nahrung der Pflanze ist von ihm auch beobachtet worden. — Nach Frank<sup>2)</sup> erweist die Entwicklungsgeschichte unwiderleglich die Bedeutung des Schleims der *Althaea officinalis* als secundäre Membran. — Tschirch rechnet den Schleim der Malvaceen ebenfalls zu den Membranschleimen. — Hartwich<sup>3)</sup> hat auf Grund seiner Arbeiten neuesten Datums den Schleim der *A. officinalis* als Zellinhaltschleim aufgefasst, wie ich zu Ende des ersten Capitels bereits erwähnt habe.

Ich habe die Entwicklungsgeschichte der Schleimzellen in jungen Sprossen verfolgt, welche Mitte Mai aus mehrjähriger Wurzel ausgetrieben hatten.

Knapp unterhalb des Vegetationspunktes wachsen im Mark einige Zellen schneller als die anderen. Sie sind im Querschnitt schon leicht kenntlich, im Längsschnitt sind sie nicht zu übersehen, da sie zwei- bis viermal so lang als die umgebenden sind. Ihr Plasma ist dicht und durch die Alkoholeinwirkung von der Zellmembran des Oeften abgezogen (Taf. XII, Fig. 12). Auch Vacuolen waren manchmal im Plasma, doch konnte ich weder in den Vacuolen noch im Plasma selbst Schleim nachweisen. Durch Zufließenlassen von Wasser zu dem Alkoholpräparat tritt gar keine Veränderung ein. Bei Gegenwart von Schleim würden jedenfalls Quellungserscheinungen und eine Aufhellung eintreten. Auch durch Färbemethoden konnte ich mich von der Abwesenheit von Schleim innerhalb des Plasmaschlauches überzeugen. Ich hebe dies aus-

---

1) Trecul, a. a. O.

2) Frank, a. a. O.

3) Hartwich, Pharmaceut. Centralhalle 1891, S. 586.

drücklich hervor und lege Gewicht darauf, weil Nadelmann<sup>1)</sup> bei der Entstehung der Schleimendospermen den Schleim zuerst in den Vacuolen des Plasma auftreten sah, analog wie es Frank bei Orchis beschreibt. Lauterbach<sup>2)</sup> beschreibt Aehnliches bei den Cacteen. Ich komme darauf noch bei den Cacteen zurück.

Nun tritt ausserhalb des Plasmaschlauches zwischen Zellwand und Plasma eine feinkörnige Substanz auf, welche sich als durch Alkohol granulierbarer Schleim erweist. Sie zeigt am Querschnitt des Organs oft zarte, radiale Anordnung (Taf. XII, Fig. 13); am Längsschnitt konnte ich diese Anordnung nicht erkennen (Taf. XIII, Fig. 1). Das Plasma zeigt den Zellkern, aber keine abgerundete Gestalt, sondern Fortsätze, welche an die primäre Zellwand mehr oder weniger heranreichen. Die Plasmafortsätze haften nicht an der Zellwand an, denn aus angeschnittenen Zellen tritt das Plasma bei Wasserzusatz leicht aus den Zellen heraus, und bei unverletzten Zellen kann man die Contour des Plasma, besonders nach dem Färben mit Nigrosin, leicht verfolgen, wenn der granulirte Schleim durch Wasserzusatz aufgequollen ist und unsichtbar wurde (Taf. XIII, Fig. 4). An Alkoholmaterial sieht man zwischen Plasma und Schleim öfters einen Hohlraum, welcher durch Contraction zu Stande kommt (Taf. XII, Fig. 14 und Taf. XIII, Fig. 2). Doch kommt es auch vor, dass die Schleimmasse am Plasma anhaftet, und dann Schleim und Plasma von der Zellwand abgezogen erscheinen.

In der körnigen Schleimsubstanz tritt an irgend einer Stelle in der Nähe der Zellwand nun eine Verdichtung der Schleimkörnchen ein; dies ist der Anfang der Schichtenbildung (Taf. XII, Fig. 13S). Diese schreitet schnell fort und ergiebt bald das Bild, wie es Taf. XII, Fig. 14 und Taf. XIII, Fig. 2 zeigt. Die Schleimschichten zeigen öfters wellenförmigen Verlauf, das Plasma eine absonderliche Gestalt in Folge der Unmenge von Fortsätzen, die es in die Schleimmembran eingestülpt hat (Taf. XIII, Fig. 2). Der Zellkern ist mittlerweile verschwunden, die Menge des Plasma hat sich verringert. Zwischen den Schleimschichten und dem Plasma wird immerfort körniger Schleim ausgeschieden, die Schichten werden vermehrt,

---

1) Nadelmann, a. a. O., S. 57 f.

2) Lauterbach, Bau und Entwicklung der Secretbehälter bei den Cacteen, Bot. Centralblatt 1889.

das Plasma wird noch mehr resorbirt. Endlich bleibt von diesem nur ein geringer Rest von verschiedener Gestalt erhalten, das Uebrige der Zelle wird von geschichtetem Schleim erfüllt (Taf. XIII, Fig. 3).

Diese Schleimzellen im Mark des Internodiums sind nur von kurzem Bestand. Bald nach der Anlage tritt in noch sehr jungen Sprossen wieder Lösung der Schleimmembranen ein, wie ich am Querschnitt junger Internodien sah. Solche Schleimzellen zeigen noch an der primären Wand einige Schleimmembranreste angelagert, im Lumen einen äusserst feinkörnigen Schleim, der hier und da noch Andeutung von Schichtung zeigt (Taf. XIII, Fig. 5). Den Verlauf des Lösungsprocesses habe ich hier nicht in allen Stadien verfolgt, weil er sehr rasch vor sich geht und die Zellen dann obliteriren. Durch massenhaft ausgeschiedenes Asparagin wird die Beobachtung an dieser Stelle erschwert. — Die Nachbarzellen der Schleimzellen zeigen während dieser Lösungsstadien keine Stärke, während sie bei Tilia Stärke führten. Im weiteren Verlaufe zerreisst das Markgewebe, es bildet sich eine Markhöhle. Nur die jeweiligen jüngsten, sich noch streckenden Internodien zeigen ausgebildetes Mark.

In der Wurzel habe ich die Auflösungsvorgänge eingehender verfolgt. Sie unterscheiden sich von den Anlagestadien am meisten dadurch, dass der Plasmarest sehr gering ist und oft nur schwierig aufgefunden werden kann, während das Plasma bei Anlagestadien als grosser Körper deutlich hervortritt. Ferner verrathen sich die Auflösungsstadien durch einen meist gestörten, undeutlichen Verlauf der noch erhaltenen Schleimschichten.

Die Auflösung hebt mit Lockerung der innersten Schichten an. Sie verflüssigen sich (dieser verflüssigte Theil wird durch Einlegen in Alkohol als Granulation gefällt, Taf. XIII, Fig. 6) und werden dann aus der Zelle fortgeführt. So löst sich eine Schichte nach der anderen von innen nach aussen, bis endlich nur einige Schichten noch als Wandbelag übrig bleiben, und das Lumen lockerkörnigen Schleim enthält oder eine Höhlung zeigt. Die Lösung der Schleimmembranen ist auch hier nie vollständig.

Einige optische Verschiedenheiten besitzen verschiedene Schleimmembranen in ein und derselben älteren Zelle. Diese Unterschiede entstehen erst nachträglich in den fertig gebildeten Schichten; die Quellungsfähigkeit wird dadurch nicht alterirt. So sah ich in oberirdischen Organen öfters eine innere Membranschicht, welche deutlich

abgegrenzt ist. Sie ist schwach gelb und zeigt starkes Lichtbrechungsvermögen (Taf. XIII, Fig. 7). In anderen Fällen zeigte eine mittlere Schichte dieses Verhalten, in den Wurzeln regelmässig die äussersten Schichten älterer Schleimzellen. Was für eine Bewandniss es damit hat, ist mir nicht klar, möglicher Weise beruht dies auf verschiedenem Wassergehalt der betreffenden Schichten.

Was die Verbreitung der Schleimzellen betrifft, habe ich Folgendes festgestellt:

Das hypokotyle Glied der jungen Eibischkeimlinge ist marklos und zeigt auf einem Durchschnitt 2—3 Schleimzellen in der Rinde; häufig finden sich Sphaerokrystalle resp. Drusen oder Warzen von Asparagin<sup>1)</sup>. — In den Internodien sind Schleimzellen im Mark, soweit dieses noch erhalten ist, und nur wenige in der Rinde zu finden. Am Querschnitt sind die Schleimzellen meist isolirt, selten zwei benachbart. Im Längsschnitt ist eine Schleimzelle meist unter der anderen angeordnet, so Schleimzellzüge bildend. Die sie trennenden primären Querzellwände verschleimen oft im weiteren Verlauf, und es kommt zur Bildung lysigener Schleimschläuche. — Im Blattstiel kommen im Rindenparenchym einzelne Schleimzellen vor, einige grössere im Parenchym zwischen den vier Gefässbündelsträngen; sie werden in relativ noch jungen Blattstielen theilweise gelöst, aber nie vollständig, denn ich fand auch in Stielen abgeworfener Blätter noch Schleim. — In den Blättern werden im Parenchym, welches die Gefässbündel umgiebt, äusserst frühzeitig einige Schleimzellen angelegt; in abgeworfenen Blättern waren sie zum Theil gelöst. Die Schleimverdickung einiger Epidermiszellen habe ich bereits unter Schleimepidermen besprochen. — Im Gewebe des Filamentes habe ich zahlreiche Schleimzellen angetroffen. — In der primären Wurzelrinde, die nach kurzem Bestehen abgeworfen wird, treten keine Schleimmembran-

---

1) Das Asparagin kommt auch in allen anderen jungen Organen reichlich vor, und schwindet mit dem Alter derselben. Hier war es durch das Einlegen in Alkohol auskrystallisirt. Es löste sich langsam in kaltem Wasser und Glycerin, leicht in heissem Wasser. In verdünnter Salz- und Essigsäure ist es leicht löslich, doch unlöslich in Kalilauge und Ammoniak, entgegen den Angaben Behrens (Hilfsbuch) und Husemann-Hilger's (Pflanzenstoffe). Das Auftreten von Asparagin in Form von Sphaerokrystallen ist selten. Es wird erwähnt von Dahmen (Ueber den Funiculus der Samen, S. 12, Dissertation, Erlangen 1891) und Tschirch (Anatomic, S. 121).

verdickungen auf. Nachdem die primäre Wurzelrinde wenigstens stellenweise abgeworfen ist, tritt zuerst in der secundären Rinde, dann im Holzparenchym die Anlage von secundären Schleimverdickungsschichten in einigen Zellen ein. Die Schleimzellen entwickeln sich, da aus secundärem Gewebe hervorgehend, nicht zu gleicher Zeit, sondern successive mit der Verbreiterung des Gewebes durch die Thätigkeit des Cambiums. Die der Cambialzone nächstliegenden sind deshalb die jüngsten, die entfernteren die älteren Schleimzellen. Andererseits werden die Schleimmembranen der ältesten Zellen theilweise aufgelöst und verbraucht.

Die Anlage in der Wurzel erfolgt auf gleiche Weise, wie bei oberirdischen Organen. Zuerst tritt in einzelnen grösseren Zellen dichteres Plasma auf, welches unter Ausscheidung von Schleim und während der Anordnung desselben zu Schichten, sich verringert.

Die Schleimzellen sind meist in der Richtung der Wurzelachse gestreckt, nur in der äusseren Rinde sah ich solche mit tangentialer Streckung.

Um über die Zeit der Anlage und Auflösung der Schleimmembranen ein übersichtliches Bild zu erhalten, untersuchte ich Wurzeln von verschiedener Dicke in verschiedenen Jahreszeiten. Es ergab sich, dass sowohl in jungen wie in alten Wurzeln so lange Anlage stattfindet, als das Cambium neues Gewebe bildet, also im Frühling und Sommer. Auflösungsstadien sind in jungen Wurzeln nie anzutreffen. In daumendicken und noch dickeren älteren Wurzeln wurden im ältesten Gewebe vom Frühling bis zum Herbst Auflösungsstadien wahrgenommen. Dass beim Austreiben der neuen Schösslinge im Frühjahr eine intensivere Auflösung der Schleimmembranen stattfindet, konnte ich nicht constatiren, während der Verbrauch der Stärke in dieser Zeit sehr auffällig war.

In der äussersten Parthie der secundären Wurzelrinde sah ich nach Auflösen der Schleimmembranen oft Obliteration der Zellen und des Gewebes auftreten.

Da die Droge aus jüngeren, schnell gewachsenen und nicht holzigen Wurzeln besteht und da die äusserste, also älteste Rindenparthie entfernt ist, zeigt sie sehr selten Schleimzellen, welche Auflösungsstadien repräsentiren. — Bei der Untersuchung der Eibischwurzel habe ich mit Vortheil das Verkleistern der Stärke in Bleiessig vorgenommen.

*Althaea rosea* Cav. (Taf. XIII, Fig. 8).

Die Schleimzellen haben dieselbe Entstehung und den gleichen Bau wie die der *Althaea officinalis*. Sie finden sich in der Rinde des hypokotylen Gliedes zu 3—6 in einem Querschnitt. — Im Mark, welches erhalten bleibt, also keine Markhöhle bildet, und in der Rinde der Internodien sind sie zahlreicher als bei *A. officinalis* und erreichen eine beträchtliche Grösse. Sie sind der Organachse nach gestreckt. Schleimzellen von 500  $\mu$  Länge und 300  $\mu$  Querdurchmesser waren keine Seltenheit. Internodien vom Herbst (16. October) zeigten Auflösungsstadien (Taf. XIII, Fig. 8) neben intacten Zellen. Vor und während der Anlage der Schleimmembranen und auch später enthalten diese Zellen nie Chlorophyll oder Stärke. Sie wachsen noch nach Anlage der ersten Schleimverdickungsschichten weiter. — Im Blattstielparenchym und in der Umgebung der Hauptnerven der Blattspreite finden sich ebenfalls Schleimzellen. In der Blattepidermis zeigen einzelne Zellen secundäre einseitige Schleimverdickung. — In den Kelch- und Blumenblättern sind besonders am basalen Theile Schleimzellen anzutreffen, ebenso im Gewebe des Antherenträgers und im Gewebe des Fruchtknotens, besonders häufig in der Nähe der Samenanlagen, welche selbst keine Schleimzellen aufweisen. — In der primären Wurzelrinde sind keine Schleimzellen, in der secundären Wurzelrinde und im Holzparenchym sind Schleimzellen in geringerer Menge als bei *A. officinalis*.

Die Schleimmembranen färben sich mit Jod-Schwefelsäure nicht.

*Althaea taurinensis*

zeigt das gleiche Verhalten wie *A. officinalis*.

*Rhamnus Frangula* L. (Taf. XIII, Fig. 9—14).

v. Höhnelt<sup>1)</sup> hat die Entstehung und Morphologie der Schleimzellen bei dieser Pflanze beschrieben. Ich habe seine Angaben bestätigt gefunden und das Studium auf die Lösungserscheinungen der Schleimmembran ausgedehnt.

---

1) v. Höhnelt, a. a. O.

Die Anlage der Schleimzellen erfolgt (analog wie bei *Tilia*) sehr frühzeitig in der primären Rinde, etwas später im Mark der jüngsten Internodien. Ich habe sie in der Rinde der Internodien vom 20. Mai beobachtet. Einzelne Parenchymzellen sind rascher gewachsen und haben dichteres Plasma als die Nachbarzellen (Taf. XIII, Fig. 9). Nun erfolgt in jenen Zellen eine Abscheidung von Schleim zwischen Zellmembran und Plasma. Dieser Schleim, der durch Alkohol körnig gefällt wird (Fig. 10), ordnet sich zu Schichten, welche immer zahlreicher werden (Fig. 11) und endlich die Zelle fast vollständig ausfüllen, nachdem das Plasma mittlerweile zum grössten Theile resorbiert wurde (Fig. 12). Die Schleimzellen wachsen während der Anlage der ersten Verdickungsschichten noch weiter. Das Plasma zeigt während seiner Resorption ähnliche Fortsätze, wie ich sie bei *Tilia* und *Althaea* beschrieben habe.

Bei der Auflösung sah ich (analog wie bei *Tilia*) ein allmähliches Verflüssigen einiger Schichten und Abfuhr der gelösten Stoffe, die sie bildeten. Hierauf werden andere Schichten ergriffen, und schliesslich entsteht eine Höhlung in der Schleimmembran. Von dieser Höhlung erstrecken sich oft Radialrisse in die noch vorhandene geschichtete oder structurlos gewordene Schleimmembran (Fig. 13 u. 14). Eine vollständige Lösung habe ich auch hier nie beobachtet. Ein Auftreten von Stärke in den benachbarten Zellen während der Lösungsvorgänge habe ich nur in einem einzigen Fall gesehen.

Im Rindenparenchym des Internodiums waren auf einem Querschnitt 12—15, im Mark 4—6 Schleimzellen angelegt. Die Internodien, welche sich in jeder Vegetationsperiode zuerst entwickeln, zeigen mehr Schleimzellen als die später entwickelten Internodien. Die Schleimzellen sind sowohl in der Querausdehnung als besonders in der Längsrichtung bedeutend grösser als die übrigen Parenchymzellen; sie zeigen recht schöne, zarte Schichtung der Schleimmembranen. Im Querschnitt sind manchmal einige Schleimzellen nebeneinander gelagert; in der Längsrichtung steht meist eine Schleimzelle unter der anderen. Verschleimt bei älteren Zellen dann die sie trennende primäre Membran, so entstehen „Schleimgänge“, wie es v. Höhnelt nennt. — In der secundären Rinde werden (entgegen *Tilia*) keine Zellen mit Membranschleim angelegt. — In der Rinde des Blattstiels sind ca. 16 Schleimzellen, im Mark eine oder mehrere



auf einem Durchschnitt. Im Mark entstehen durch Verschleimen der primären Membranen meist lysigene Schleimlücken. In der Blattspreite sind im Parenchym, welches die Gefässbündel umgiebt, wieder einige Schleimzellen anzutreffen. Die Epidermis der Blattoberseite zeigt einige Zellen mit einseitiger Membranschleimverdickung, wie bereits im Capitel „Schleimepidermen“ angeführt wurde.

Die Zeit der Anlage und Auflösung der Schleimmembranen habe ich im Mark ein-, zwei-, drei- und mehrjähriger Internodien zu verschiedenen Jahreszeiten verfolgt.

Zu Anfang der Belaubung (20. Mai) waren im Mark junger Internodien die ersten Anlagestadien zu sehen. Zur Blüthezeit (14. Juni) waren im ältesten diesjährigen Internodium schon Auflösungsstadien bemerkbar, während im jüngsten Internodium noch Anlage stattfand. Nun mehren sich die Auflösungsstadien, doch bleiben immer einige Zellen intact oder mit geringen Lösungserscheinungen mehrere Jahre erhalten. Die Auflösung geht meist proportional dem Alter der Zellen vor sich, aber etwas unregelmässig, so dass man in mehrjährigen Geweben manchmal noch intacte Schleimzellen finden kann, während in jüngeren Geweben bereits weit vorgeschrittene Auflösungsstadien vorlagen.

### Cacteen.

Nägeli und Wigand halten den Schleim der Cacteen für Verdickungsschichten der Zellwand. Nach Lauterbach<sup>1)</sup> „wird der Schleim im Plasma durch Umwandlung des letzteren gebildet. Die Schleimtröpfchen fliessen dann an der Zellperipherie zusammen und drängen das Plasma nach innen; die Zellwand nimmt an der Bildung des Schleims nicht Theil.“

#### *Epiphyllum truncatum* Haw. (Taf. XIII, Fig. 15—21)

hat Lauterbach entwicklungsgeschichtlich verfolgt und ist zu obigem Resultat gelangt. — Ich untersuchte junge, noch kaum 1 cm lange Sprosse.

---

1) Lauterbach, a. a. O.

An Scheitel waren noch keine, an der Basis bereits entwickelte Schleimzellen. Durch Schnitte der Längsachse nach erhielt ich alle Entwicklungsstadien. Die erste Differenzirung besteht darin, dass das Plasma in einzelnen Zellen dichter wird als in anderen. Dann tritt zwischen Zellwand und Plasma eine körnige Schleimsubstanz auf (Taf. XIII, Fig. 15). Sie verquillt bei Wasserzusatz, und man sieht deutlich, dass das Plasma einen zusammenhängenden Körper bildet, in diesem Fall auch keine Vacuolen zeigt und besonders, dass an der primären Membran keine Plasmaschicht anliegt. In diesem Punkte stimmen meine Beobachtungen mit denen Lauterbach's nicht überein. Während Lauterbach den Schleim innerhalb des Plasmaschlauches sich bilden sieht, sehe ich, dass er unmittelbar ausserhalb des Plasmaschlauches zum ersten Male auftritt. Ich habe bestimmt kein Entwicklungsstadium übersehen. Für die Auffassung der Zugehörigkeit des Schleimes zur Zellwand oder zum Zellinhalt ist das Auftreten desselben entweder ausserhalb oder innerhalb des Plasmaschlauches entscheidend. Dass er in beiden Fällen durch die Thätigkeit des Plasmas erzeugt wird, ist wohl unzweifelhaft.

Der körnige Schleim verdichtet sich nun zu einer Schichte an der primären Zellwand, während das Plasma neue Schleimmassen absondert. Nun treten weitere Verdickungsschichten auf, das Plasma verringert sich, einige Ausstülpungen desselben ragen in die Schleimmembran hinein, oft bis an die Zellwand; sie stehen jedoch nie mit dieser in Verbindung (Fig. 16), denn aus angeschnittenen Zellen tritt bei Wasserzusatz der Plasmakörper leicht aus der Zelle heraus. Die Plasmafortsätze gleichen in ihrer Form den Tüpfelkanälen verdickter Zellen. Während der ersten Zellwandverdickungen durch die Schleimmembran werden die Zellen noch grösser. Sind die Membranverdickungen weiter vorgeschritten, was mit der Verringerung des Plasmas Schritt hält, so werden auch die Plasmafortsätze mehr und mehr zurückgezogen. Endlich erfüllt den grössten Theil der Zelle die secundäre Schleimmembran und nur ein kleiner Plasmarest bleibt noch als Lumen übrig (Taf. XIII, Fig. 17). Damit ist die Ausbildung, welche sehr rasch vor sich geht, beendet; die Schichtung ist mehr oder weniger concentrisch. Der durch Alkohol gefällte Schleim der Schleimmembranen erscheint gelblich bis bräunlich.

Die Schichtung kommt durch Abwechselung von je zwei optisch

differenten Schichten zu Stande. Bei sehr starker Vergrösserung scheint die eine dichtere aus zahlreichen dicht gedrängten Körnchen zu bestehen, die darauf folgende ist eine zarte, homogene, helle Schichte; auf diese folgt wieder eine Körnchenschicht und so fort (Fig. 18). Beide Arten von Schichten verschwinden auf Wasserzusatz zu gleicher Zeit. Die zarte, homogen erscheinende Schichte ist vielleicht nichts anderes als eine Spalte, welche durch zeitweises Unterbrechen des Membranwachstums bedingt ist.

Bei Behandlung mit Jod-Jodkali verquillt der Schleim, zeigt kurze Zeit noch Schichtung, der Plasmarest wird gelb gefärbt. Lauterbach giebt an, dass bei dieser Behandlung im Plasmanetz einige blau gefärbte Stärkekörnchen (Reste von Chromatophoren) hängen. Ich sah dies niemals; in jungen Sprossen, in denen die Schleimmembranen noch keine Auflösung zeigen, fand ich überhaupt keine Stärke. In Schleimzellen finden sich überhaupt nie Chromatophoren oder Stärke, wie schon De Bary in seiner Anatomie (S. 152) angiebt, und wie ich für alle von mir untersuchten Fälle bestätigen kann. Bei späterer Auflösung der Schleimmembranen treten in den Nachbarzellen und den Markstrahlen grosse Stärkekörner auf, welche beim Präpariren wohl leicht an oder in die Schleimzellen gelangen können.

In zweijährigen und älteren Sprossen sah ich, dass die Schleimzellen etwas verändert waren. Die Schichten im Inneren sind undeutlich, bis ganz verschwunden, während an der Zellwand noch mehrere intacte Schichten sichtbar sind (Taf. XIII, Fig. 19). Es sind dies Auflösungserscheinungen der Schleimmembranen. Im umliegenden Parenchym, besonders in den Nachbarzellen, tritt zu gleicher Zeit Stärke auf, welche bisher ganz fehlte. Es legt dies die Vermuthung nahe, dass der Schleim, resp. das Product seiner Lösung, ausserhalb der Entstehungszellen in Stärke umgewandelt wird. Natürlich müsste dies durch ein Zwischenglied erfolgen, da Schleim durch die Membran nicht diffundiren kann. Vielleicht ist das Zwischenglied Zucker, ich bemerkte wenigstens in einigen Fällen (bei Alkoholmaterial) innerhalb der Schleimmembran krystallinische Körnchen, welche sich bei Wasserzusatz leicht lösten.

Die Lösung der Membranen geht nun noch weiter, und es entsteht endlich ein Hohlraum in den gelockerten Schichten, welcher sich immer mehr vergrössert. Schliesslich bleibt nur ein Wand-

belag von einigen Schleimschichten, oder die Zelle wird ganz entleert (Taf. XIII, Fig. 20 u. 21). Auflösungserscheinungen scheinen erst zur Blüthezeit einzutreten; bei zwei- bis dreijährigen Sprossen sind die Auflösungen an keiner Stelle quantitativ.

*Epiphyllum speciosum.*

Das Plasma der Zellen, welche später Schleimverdickungsschichten anlegen, zeigt manchmal Vacuolen, wie dies Lauterbach beschreibt; doch war in diesen Vacuolen kein Schleim enthalten. Die Anlage erfolgt wie bei *E. truncatum*. Zuerst wird zwischen Zellwand und Plasma eine körnige Schleimmasse sichtbar, welche oft radiäre Anordnung der Körnchen zeigt. Diese körnige Schleimmasse ordnet sich dann zu Schichten, welche sich an die primäre Zellwand anlagern und, unter gleichzeitiger Resorption des Plasmas, zahlreicher werden.

Schleimzellen finden sich im Grundgewebe aller Sprosse, in den Hochblättern, in den Blütenblättern, am basalen Theile besonders zahlreich, in den Filamenten, im Griffel und in der Fruchtknotenwand.

In den Blumenblättern habe ich am leichtesten den Verbrauch der Schleimmembranen constatiren können. In jungen Blumenblättern sind die Schleimzellen voll angelegt, prall, schön geschichtet und von dunkelgelber bis brauner Farbe an Alkoholmaterial. In älteren Blumenblättern sind die Schleimzellen lichter, zeigen im Innern eine lockere, feinkörnige Schleimmasse, an der Zellwand deutliche oder undeutliche Schichtung. Die Zellen sind meist zusammengedrückt. Stärke tritt in den benachbarten Zellen nicht auf.

*Epiphyllum Russellianum* Hook.

Die Entwicklungsgeschichte der Schleimzellen ist dieselbe wie bei beiden vorigen Species. Das morphologische Verhalten und die Vertheilung der Schleimzellen ist nicht abweichend von *E. truncatum*.

*Cereus grandiflorus* Haw.

Die Entstehung der Schleimzellen konnte ich wegen Mangel an geeignetem Material nicht verfolgen. Auflösungen beobachtete ich conform der bei *Epiphyllum truncatum* beschriebenen. Die Schleim-

zellen sind nicht über das ganze Grundgewebe der Sprosse vertheilt, sondern im Mark sind kleinere und weniger dicht gedrängte, die schmalen Markstrahlen besitzen keine Schleimzellen, dagegen enthält das Rindenparenchym dicht gedrängt sehr grosse Schleimzellen.

*Echinopsis Eyriesii* Zucc.

Ich konnte die Angabe Lauterbach's bestätigen, dass in der Wurzel keine Schleimzellen vorkommen. Angelegte und in Auflösung begriffene Schleimzellen habe ich in den Sprossen vielfach gefunden. Im wachsenden Ende junger Sprosse sah ich in Alkoholmaterial neben Schleimzellen halbkugelige oder kugelige Massen von ähnlicher Farbe wie die Schleimzellen, doch ohne Schichtung. Sie füllten die Zelle nicht aus, und es traten oft Kugelsegmente je in den Ecken benachbarter Zellen so zusammen, dass sie Sphaerokrystallen glichen. In Wasser löste sich ein Theil dieser Masse, die Klumpen wurden dadurch lichter, ohne die Form zu ändern. Auch warmes Wasser änderte nicht mehr daran; durch Kalilauge quoll die Masse, doch konnte man noch immer den Umriss derselben und eine stärker lichtbrechende Substanz wahrnehmen. Lauterbach (S. 8) fand in der Melocactee: *Anhalonium fissuratum*, einen Körper, den er ähnlich beschrieb; er weist auf die Möglichkeit hin, dass dieser Körper mit dem von Lewin<sup>1)</sup> entdeckten „Anhalonin“ identisch sein könnte. Ich fand den gleichen Körper auch in einer *Opuntia spec. ignota*.

*Echinops multiplex*

zeigte äusserst regelmässige Schichtung und in älteren Stämmen viele Auflösungserscheinungen der Schleimmembranen.

*Mammillaria densa*

enthielt keine Schleimzellen, nach Lauterbach ist *M. macrothela* die einzige Mammillarniee, welche Schleimzellen führt.

---

1) L. Lewin, Ueber *Anhalonium Lewinii*, Archiv für Pathologie und Pharmacologie, Bd. XXIV.

*Opuntia Tuna* (Taf. XIII, Fig. 22).

Ein verhältnissmässig junges Caulomgebiide, das ich in frischem Zustande untersuchen wollte und das abgeschnitten einige Tage im bedeckten Schälchen liegen blieb, zeigte an fast allen Schleimzellen Auflösungsstadien, die vom besprochenen Typus bei *Epiphyllum* abweichen und sich wie Fig. 22 der XIII. Taf. präsentiren: An der Zellwand sind ein oder zwei Schleimschichten erhalten, während im Lumen Schleimfäden unregelmässig netzförmig sich ausspannen. Ich habe die gleichen Auflösungserscheinungen auch bei anderen *Opuntien* beobachtet. — Ich vermuthete, dass diese Auflösungserscheinungen durch das Liegenlassen des abgeschnittenen Theiles hervorgerufen worden wären, indem die Pflanze bei ungenügender Assimilation einen Theil des Schleimes aufgebraucht hätte, der Schleim sich also als Reservestoff erweisen würde. Um diese Annahme eventuell zu beweisen, habe ich Versuche mit *Opuntia monacantha*, *Opuntia spec. ignota* und *Epiphyllum speciosum* in folgender Weise angestellt:

Ein mehrjähriges Stammglied wurde in der Weise der Länge nach halbiert, dass an dem grösseren Theile der centrale Gefässbündelstrang wenig litt. Der kleinere Theil wurde sofort in Alkohol gelegt. Der grössere Theil blieb bei Zimmertemperatur in einem bedeckten Schälchen durch ungefähr 14 Tage liegen — er erhielt sich während dieser Zeit frisch und grün —, sodann wurde er in Alkohol verbracht. Die vergleichende Untersuchung beider Theile ergab, dass sich keine Unterschiede in Bezug der Auflösungsformen der Schleimzellen constatiren liessen.

In den *Opuntien* waren gleich intensive Auflösungserscheinungen, in *Epiphyllum* gleich ausgebildete Schleimzellen. Somit ergab sich kein Beweis für die Annahme des Schleimes als Reservestoff.

Lauterbach (S. 30) erklärt die Ansicht De Bary's, dass „der Inhalt der Schleimzellen bei den Cacteen, seiner Entstehung und morphologischen Bedeutung nach, eine auf Kosten des Innenraumes stark verdickte Zellwand ist“, für irrthümlich und sagt: „Die Schleimzellen sind vielmehr Zellen, in deren Plasma sich der Schleim bildet. Die Schleimbildung wird bis zum beinahe völligen Verschwinden des Plasmas unter gleichzeitiger Resorption des Zellsaftes fortgesetzt. — Die Zellwand hat an der Bildung des Schleimes keinen Theil.“

Nach meinen Untersuchungen ist es, wenigstens für die Epiphyllum-Arten (die auch Lauterbach untersuchte), unzweifelhaft, dass der Schleim als secundäre Verdickungsschicht auf die primäre Membran abgelagert wird. Die primäre Zellwand hat an der Bildung allerdings keinen activen Antheil. Das Plasma, als Laboratorium der Zelle, ist es jedenfalls, welches die Verdickungsschichten bildet, jedoch nicht innerhalb des Plasmaschlauches, sondern unmittelbar ausserhalb desselben ihn abgelagert. Mit dem Ausdruck: „die Zellwand hat an der Bildung keinen Theil“, verwahrt sich Lauterbach jedenfalls und mit Recht gegen die alte Wigand'sche Ansicht, nach welcher die Zellwand selbst durch eigene Umwandlung die Schleimverdickungsschichten liefern soll. — Ich muss mich also in Bezug auf die Cacteen der Ansicht De Bary's anschliessen.

Da die Schleimmembranen im späteren Verlaufe, wie ich gezeigt habe, theilweise wieder aufgebraucht werden, muss die Bezeichnung „Secretbehälter“, welche Lauterbach und Andere für die Schleimzellen verwenden, sowohl bei Cacteen, wie in anderen Fällen, wie ich im physiologischen Theile noch besprechen werde, aufgegeben werden.

Einer Differenz der Angaben Lauterbach's mit meinen Befunden muss ich noch gedenken. L. sagt (S. 22): „Chloroform löst einen Theil des Secretes der Schleimzellen, lässt aber einen körnigen Rückstand.“ Ich kann dies nicht bestätigen. Giebt man Chloroform zu einem in Alkohol liegenden Schnitte, so tritt wohl einige Veränderung im Aussehen (eine Aufhellung) der Schleimmembranen ein. Ich halte dies für eine physikalisch-optische Erscheinung, bedingt durch geändertes Lichtbrechungsvermögen der Beobachtungsflüssigkeit. Eine ähnliche Veränderung tritt auch beim Einlegen eines Alkoholschnittes in Oel, Nelken- oder Cedernöl, Paraffin, Canadabalsam etc. ein. Dass kein Theil des Schleimes aufgelöst wurde, zeigte mir der Versuch: Gut gehärtete Alkoholschnitte (wenig gehärtete werden weich und legen sich zusammen) legte ich einige Minuten in Chloroform, sie zeigten dann die erwähnte Aufhellung; wurden sie nun wieder in starken Alkohol gebracht, so zeigten sie wieder das ursprüngliche normale Bild. Eine Auflösung eines Theils der Schleimmembranen in Chloroform ist ja auch von vornherein sehr unwahrscheinlich.

Einzelheiten über die Verbreitung und Grösse der Schleimzellen bei verschiedenen Cacteen hat Lauterbach ausführlich behandelt.

## VI.

### Physiologische Bedeutung der Pflanzenschleime im Allgemeinen und der Membranschleime im Besonderen.

Die älteste Auffassung über die physiologische Bedeutung der Pflanzenschleime ist die, dass sie Secrete seien.

De Bary<sup>1)</sup> führt die „schleimführenden Schläuche“, womit er Inhalts- und Membranschleime zusammenfasst, unter den Secretbehältern auf. — Haberlandt<sup>2)</sup> behandelt sie gleichfalls unter den Excretbehältern, obwohl er bemerkt, dass ihre physiologische Function nicht immer die gleiche sein dürfte, und dass sie nicht immer als nutzloses Excret zu betrachten seien. In manchen Fällen dürften die Schleimbehälter als Wasserreservoir dienen.

Hanstein<sup>3)</sup> sagt: Die Hypothese muss erlaubt sein, dass die gummierzeugenden Organe dazu bestimmt sind, als innere Schwellapparate die Säftespannung gerade da auf das Maximum zu bringen, wo es am nöthigsten ist. — Leitgeb<sup>4)</sup> ist ähnlicher Meinung für die Schleimgänge der Fegatella. — Radlkofer<sup>5)</sup> bringt die Schleimzellen der Blattepidermis vieler Pflanzen mit der Wasserspeicherung in Verbindung, indem er auf das Vorkommen derselben, besonders bei holzigen Gewächsen, aufmerksam macht. — Prescher<sup>6)</sup> sagt: „Ueber die physiologische Bedeutung der Schleimorgane der Marchantien lässt sich etwas unzweifelhaft Sicheres nicht aussagen. Mit Rücksicht auf die bedeutende Imbibitionsfähigkeit ihres Inhaltes dürften sie am wahrscheinlichsten für Schwellkörper gehalten werden können. — Marktanner-Turneretscher<sup>7)</sup> berichtet von den

1) De Bary, Anatomie, S. 150.

2) Haberlandt, Anatomie, S. 334.

3) Hanstein, Bot. Zeitung 1868.

4) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, VI. Heft, S. 16.

5) Radlkofer, a. a. O.

6) Prescher, a. a. O.

7) Marktanner-Turneretscher, a. a. O.



Schleimzellen im *Viscum*- und *Loranthus*-Blatt, dass sie zu den Gefässbündeln nahe Beziehungen haben, indem sie entweder dieselben berühren oder doch in nächster Nähe stehen. Er bezeichnet sie deshalb als Wasserreservoir. Auch die Lage am Rande des Blattes, also an Orten, wo sich ein Wassermangel am ehesten fühlbar machen wird, spricht unzweifelhaft für diese Auffassung. — Westermaier<sup>1)</sup> hat gezeigt, dass die Epidermis als ein wichtiges Wasserversorgungssystem und Wasserreservoir der Pflanze betrachtet werden kann, und dass es naheliegt, den Schleimepidermen von Blättern die Function zuzuschreiben, Wasser abwechselnd zu speichern und bei Trockenheit unter Volumverminderung wieder abzugeben. Doch ist es ihm nicht gelungen durch einen Versuch diese Hypothese zu stützen. — Tschirch<sup>2)</sup> betont die Bedeutung der epidermalen Schleimmembranen bei den Blättern der Diosmeen (*Buccubblätter*) als Wasserspeicher. Da der Schleim das Wasser lange zurückbehält und nur langsam abgibt, so kommt es der Pflanze in der trockenen Zeit wieder zu Gute. Aehnliche Functionen besitzen nach Tschirch<sup>3)</sup> die Schleime der Succulenten. Es sind in den Succulenten oft ganze Zellcomplexe, besonders der grosse Markkörper reichlich mit Schleim erfüllt. Da schleimige Flüssigkeiten langsamer verdunsten als reines Wasser, ja sogar in concentrirter Form Wasser anziehen, so sind die Schleimgewebe als Anpassungserscheinungen an trockene Klimate aufzufassen.

Der Schleim von *Scilla maritima*, der des Rhizoms von *Symphytum officinale* und der Orchisknollen, dann der Membranschleim der Schleimendosperme ist nach Tschirch ohne Zweifel Reservestoff. Die Schleimepidermen der Samen befestigen den letzteren im Boden und wirken wasseranziehend bei der Keimung. Die Membranschleime der Wurzeln (*Rad. althaea*) sind wahrscheinlich Reservestoffe, obgleich es an Untersuchungen fehlt, ob sie wirklich im Frühjahr gelöst und verwendet werden. Vollständig im Unklaren sind wir über die Bedeutung der Membranschleime in Rinden (*Cortex cinnamomi*), dass man z. B. in der Zimmetrinde sehr häufig die Schleimzellen entleert findet, scheint freilich auch hier auf einen

---

1) Westermaier, a. a. O.

2) Tschirch, *Anatomie*, S. 252.

3) Tschirch, Beziehungen des anatomischen Baues zu Klima und Standorten, *Linnaea* 1881, S. 156. — *Anatomie*, S. 124 u. 458.

Verbrauch hinzudeuten. Vielleicht dienen sie auch als Wasserspeicher (Tschirch)<sup>1)</sup>.

Frank<sup>2)</sup> und A. Meyer<sup>3)</sup> beschreiben die Auflösung und den Verbrauch des Orchisschleimes beim Austreiben der Wurzelknospe. Er ist bei Orchis also Reservestoff. — Lauterbach<sup>4)</sup> bezeichnet die Schleimzellen der Cacteen als Feuchtigkeitsreservoir, welche jene befähigen, in den trockensten Gegenden der Erde zu vegetiren. Er hat Wechselbeziehungen zwischen dem Vorhandensein von Schleimzellen einerseits und dem Fehlen oder der geringeren Ausbildung von anderen Schutzvorrichtungen gegen die Trockenheit andererseits beobachtet. So sind bei den Echinocacteen, welche sich durch die enorme Entwicklung ihres Hypoderms auszeichnen und hierdurch jedenfalls gegen die Einwirkung der Trockenheit genügend geschützt sind, Schleimzellen nicht vorhanden. Dagegen treten dieselben in grösster Anzahl in den Organen auf, welche am meisten dem Eintrocknen ausgesetzt sind, wie die Höcker, Kanten und vor Allem die Blätter. Hiermit hängt auch ihr Verschwinden in allen verholzten Stämmen zusammen. — Nach Nadelmann<sup>5)</sup> dient der Schleim der secundären Membranverdickungen der Schleimendosperme der Leguminosensamen in erster Linie als Reservestoff, da die secundären Membranverdickungen bei der Keimung aufgelöst und verbraucht werden.

Wenn ich nun aus dem beschriebenen Verhalten der von mir untersuchten Membranschleime Schlüsse auf die physiologische Function ziehen soll, so muss ich mich in Betreff der Schleim-epidermen in Blättern der Ansicht Radlkofer's, Westermaier's und Tschirch's anschliessen, wenngleich ich keinen gültigen Beweis für diese Annahme erbringen kann. Einige Anzeichen deuten doch auf diese Function als Wasserspeicher und als Anpassung an das Klima.

Da die Epidermis nach Westermaier ein wichtiges Wasserversorgungssystem und Wasserreservoir darstellt, ist es sehr wahrscheinlich, dass die Schleimschichten eine Erhöhung dieser Function

---

1) Tschirch, Anatomie, S. 205.

2) Frank, a. a. O.

3) A. Meyer, Archiv der Pharmacie 1886.

4) Lauterbach, a. a. O., S. 32.

5) Nadelmann, a. a. O.

der Epidermis bedingen. Wir sehen auch eine Relation zwischen Standorten und der mehr oder minder mächtigen Ausbildung der Schleimepidermen. In allen bei uns heimischen Pflanzen, welche Epidermiszellen mit Schleimmembranverdickungen zeigen, ist die Anzahl derselben eine ziemlich geringe, gleichwohl sind auch hier mehrfache Unterschiede und Abstufungen in Bezug auf die Anzahl solcher Epidermiszellen und auf die Dicke der Schleimmembranen zu constatiren. Die in bedeutend heisserem Klima wachsenden Cassia-Arten (Sennesblätter) zeigen, dass bereits zwei Drittel bis die Hälfte aller Epidermiszellen der Blattoberseite diese Schleimverdickung zeigen. Die am Cap wachsenden Barosma-Arten haben fast alle Epidermiszellen der Blattoberseite derart verdickt. Treten diese Verdickungen auch auf der Blattunterseite auf, so bevorzugen die betreffenden Zellen regelmässig die Umgebung der Gefässbündel' von denen sie Wasser leicht beziehen können, um es im Bedarfsfalle wieder abzugeben. Auch dass die in Folge stärkerer Insolation auch der Verdunstung mehr ausgesetzte Blattoberseite der bevorzugte Ort der Schleimzellen ist, deutet auf die Function der Wasserspeicherung und Wasserversorgung. Einen Verbrauch der Schleimmembranen der Blattepidermen habe ich niemals constatiren können, es ergibt sich hieraus mit Bestimmtheit, dass der Schleim hier nicht Reservestoff ist, was an und für sich schon höchst unwahrscheinlich sein würde.

Die Schleimzellen innerhalb des Gewebes vegetativer Organe wurden in allen von mir untersuchten Fällen im späteren Verlaufe wenigstens theilweise verflüssigt und aufgebraucht. Sie sind deshalb bestimmt keine Excrete.

Ebenso bestimmt dürfen sie nicht als Reservestoffe im engeren Sinne aufgefasst werden. Denn betrachtet man Ort und Zeit ihrer Entstehung, so findet man, dass sie sich durchaus verschieden, als der Hauptrepräsentant der Reservestoffe, die Stärke, verhalten. Während Reservestoffe erst dann gebildet werden, wenn die Pflanze mit dem Aufbau der diesjährigen vegetativen Organe zum grossen Theil zu Ende ist, oder doch hinreichend Assimilationsorgane, also Blätter besitzt, erfolgt wenigstens die erste Anlage der secundären Schleimmembranen zu einer Zeit, in welcher die Pflanze der Blätter noch entbehrt. Ueberall entstehen sie sofort nach dem Austritt aus dem meristematischen Zu-

stand. Im Blatte sind die Schleimzellen schon bedeutend früher völlig ausgebildet, als dieses selbst sein Wachsthum beendet und seine volle Assimilationskraft erlangt hat. Also erfolgt die Anlage der Schleimzellen zu einer Zeit, wo die Pflanze zu ihrem Aufbau viel Baumaterial nöthig hat.

Aber auch bezüglich der Auflösung verhalten sich die Schleimmembranen anders als Reservestoffe. In der Wurzel von *Althaea* glaubte ich von vornherein den Schleim als Reservestoff erkennen zu können. Er verhält sich jedoch ganz anders als die Stärke; während diese beim Austreiben im Frühjahr verbraucht wird, bleibt der Schleim intact, oder er löst sich im alten Gewebe, doch nicht intensiver als zu anderen Jahreszeiten. Gleichzeitig wird im neuen Gewebe wieder Schleim angelegt. — Im Gewebe unterhalb der Knospe bei *Tilia*, wo eine Anhäufung von Schleimzellen vorkommt (Taf. XII, Fig. 9), war, wie ich erwähnt habe, der Schleim nach dem Austreiben der Knospe nur zum geringen Theil gelöst, der grössere Theil wurde erst viel später verbraucht, was ein Anzeichen gegen die Deutung des Schleimes als Reservestoff ist. Der negative Ausfall des Versuches mit den Cacteen stützt gleichfalls diese Ansicht. Ferner spricht das Vorkommen von Schleim in den bald zu Grunde gehenden Organen, wie Kelch- und Blumenblättern, Staubfäden und Griffel, gegen die Annahme, er sei ein Reservestoff. In diesen Organen tritt nur transitorischer Reservestoff auf, der ebenso schnell verbraucht wird, als er gebildet wurde. Es ist ferner zu erwarten, dass die Pflanzen womöglich den gleichen Reservestoff, den sie sonst bilden, auch dem Embryo zuführen, resp. auch dort bilden. Nun trifft es sich aber gerade bei *Tilia*, *Theobroma Cacao*, *Althaea* und *Rhamnus*, die ich untersucht habe und die Schleimzellen zeigen, dass ihr Embryo keine Membranschleime beherbergt. Die Membranschleime sind also, trotzdem sie theilweise wieder verbraucht werden, keine Reservestoffe im engeren Sinne. Der Verbrauch zeigt nur, dass die Pflanzen den einmal assimilirten Kohlenstoff möglichst für sich verwerthen.

Die Auffassung der Membranschleime als Wasserspeicher hingegen erhält einige Stützen, wenngleich ich mir nicht verhehle, keinen Beweis dafür erbracht zu haben. Die Anlage in allen jungen und zarten Organen, wie in der unverkorkten Rinde und den Blütenorganen, lässt den Schleim als Schutz gegen Austrocknung erscheinen.

Die Anhäufung von Schleimzellen unterhalb der Knospe (Taf. XII, Fig. 9) lässt sie als Wasserspeicher für das junge sich bildende Organ deuten; ebenso die Anhäufung von Schleimzellen in den Knospenhüllblättern. Der Verbrauch des Schleims in älterer Rinde, nachdem sie verkorkt ist, und in den Blütenorganen nach Erfüllung der Function derselben, spricht nicht gegen die Auffassung als Wasserspeicher; die verkorkte Rinde ist eben besser geschützt und bedarf keines eigenen Wasserreservoirs mehr. — Die Anordnung der Schleimzellen in der Nähe der Gefässbündel, worauf ich öfter aufmerksam gemacht habe, besonders in den Blattstielen und der Blattspreite, deuten auf eine Beziehung mit diesen ausgesprochenen Wasserleitern. Der Analogie mit dem wasserspeichernden Schleimgewebe der Succulenten und mit dem epidermalen Wassergewebe der Blätter sei hier noch gedacht. Nach persönlicher Mittheilung des Herrn Prof. Tschirch ist es in der Praxis der Eibiskultur bekannt, dass die Eibischwurzeln an trockenen Standorten bedeutend schleimreicher sind, als solche von weniger trockenen. Es würde dies als besonderes Anpassungsvermögen an den Standort sich geltend machen, und für die Annahme der Schleimzellen als nothwendige Wasserspeicher sich deuten lassen.

Dass junge Organe in den Schleimzellen ein Wasserreservoir besitzen und eines solchen bedürfen, ist sehr plausibel, warum aber andererseits so viele Pflanzen dasselbe entbehren können, ist nicht einleuchtend. Auf einem Wege liesse sich vielleicht der Beweis für das Wasserspeichern der Schleimzellen direct erbringen. Ich meine das genaue Studium der Anlage des Wasserleitungssystems, resp. dessen Relation zu der Anlage und Vertheilung der Schleimzellen im Vergleich mit nahen Verwandten, welche der Schleimzellen entbehren, wie *Rhamnus cathartica* im Vergleich mit *Rh. Frangula*, von denen die erstere der Schleimzellen entbehrt. Ich will es versuchen, den Beweis auf diesem Wege demnächst zu erbringen.

### Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Schleime, die sich häufig in der Blattepidermis finden, sind einseitige, secundäre Verdickungsschichten der unteren, seltener der oberen und der unteren Zellwand der Epidermiszellen und

- finden sich nicht in subepidermalen Zellen. — Sie werden schon ursprünglich als echter Schleim angelegt. Häufig folgt auf die Schleimmembranen noch eine Verdickung in Form einer Celluloselamelle (Tilia, Cassia-Arten, Barosma-Arten). Die tertiäre Celluloseverdickung täuscht das morphologische Aussehen einer theilweise mehrreihigen Epidermis vor.
2. Die Membranschleime entstehen durch Ausscheiden einer Schleimlösung seitens des Plasmas zwischen der primären Zellmembran und dem Plasma. Diese Schleimlösung differenziert sich allmählich zu Schichten, welche sich an die primäre Membran anlegen. Das Plasma wird hierbei grösstentheils resorbirt. Niemals liegen die Schleimschichten innerhalb des Primordialschlauches.
  3. Die Membranschleime im Innern vegetativer Organe werden im späteren Verlaufe theilweise wieder verflüssigt und verbraucht.
  4. Der Schleim der Zellen von Althaea und der anderer Malvaceen, der von Tiliaceen, Sterculiaceen, Rhamnaceen und Cacteen ist eine secundäre Verdickungsschichte der primären Zellwand, also Membranschleim. — Er giebt weder im Moment der Entstehung noch späterhin Cellulosereaction, ist also echter Schleim (im Tschirch'schen Sinne).
  5. Die Membranschleime sind keine Excrete.
  6. Die Membranschleime vegetativer Organe sind keine Reservestoffe im engeren Sinne.
  7. Die physiologische Function der Membranschleime von Blatt-epidermen und der im Innern vegetativer Theile, sowohl oberirdischer als unterirdischer, besteht höchstwahrscheinlich in Wasserspeicherung und Abgabe desselben zur Zeit des Bedarfes an das umgebende Gewebe.

---

Vorstehende Untersuchungen wurden von mir im pharmaceutischen Institut der Universität Bern auf Anregung und unter Leitung des Herrn Professor Tschirch ausgeführt. Ich unterziehe mich an dieser Stelle der angenehmen Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Tschirch, für die mir bei Ausführung der Untersuchungen gewährte Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Bern, im Februar 1893.

## Figuren-Erklärung.

Alle Figuren (wo nicht anders angegeben) sind nach Alkoholpräparaten gezeichnet.  
p = Plasma; s = Schleim; m = Cellulosemembran.

### Tafel XI.

Fig. 1. *Cornus mas.* Blattepidermiszelle mit secundärer Schleimmembran (s).

Fig. 2. *Quercus pedunculata.* Blattepidermiszellen mit Schleimmembran (s).

Fig. 3. *Althaea officinalis.* Blattepidermiszelle mit Schleimmembran (s).

Fig. 4—11. *Tilia grandifolia.* Blattepidermiszellen.

Fig. 4, 5, 7 u. 10. *T. grandifolia.* Entwicklungsstadien der Schleimmembran (s).

Fig. 6, 8 u. 9. *T. grandifolia.* Wasserpräparate, m = tertiäre Cellulosemembran.

Fig. 12. *Cassia angustifolia* Vahl. (in verdünntem Alkohol). Epidermis der Blattoberseite. w = Wachsauflage.

Fig. 13 u. 14. *Salix alba.* Blattepidermiszellen mit secundärer Schleimmembran (s) und tertiärer Cellulosemembran (m).

Fig. 15—20. *Barosma vulgaris.* Blattepidermiszellen in Entwicklung, c = Contractionsraum, m<sup>III</sup> = tertiäre, m<sup>V</sup> = quintäre Cellulosemembran.

Fig. 16. *B. vulgaris.* Wasserpräparat, Einschleiben der Cellulosemembran.

Fig. 21—24. *Tilia grandifolia.* Entwicklungsstadien der Schleimzellen aus dem Internodium.

Fig. 24. *T. grandifolia.* pa = Plasma an der Zellwand ansitzend.

### Tafel XII.

Fig. 1. *Tilia grandifolia.* Längsschnitt im jungen Internodium; junge Schleimzellen.

Fig. 2. *T. grandifolia.* Junge Schleimzelle im Querschnitt des Internodiums.

Fig. 3 u. 4. *T. grandifolia.* Erste Differenzierung zu Schleimzellen, noch kein Schleim gebildet (aus dem Internodium).

Fig. 5. *T. grandifolia.* Entwickelte Schleimzelle, im Querschnitt des Internodiums.

Fig. 6 u. 10. *T. grandifolia.* Auflösungserscheinungen in der Schleimmembran aus dem Querschnitt der Knospenschuppe.

Fig. 7. *T. grandifolia.* Auflösungserscheinungen im Querschnitt des ersten Internodiums.

Fig. 8 u. 11. *Tilia grandifolia*. Wasserpräparate; Plasmakörper aus jungen Schleimzellen.

Fig. 9. *T. grandifolia*. Medianer Längsschnitt durch das Internodium an der Knospenansatzstelle (schematisch), Anhäufung von Schleimzellen unterhalb der Knospe. R = Rinde, H = Holztheil, M = Mark.

Fig. 12. *Althaea officinalis*. Erste Differenzirung zur Schleimzelle aus dem Längsschnitt des Internodiums (Mark). Plasma von der Wand abgezogen, noch kein Schleim wahrnehmbar.

Fig. 13. *A. officinalis*. Entwicklung der Schleimzellen im Mark des Internodiums (Querschnitt), S = erste Schleimschichtanlage.

Fig. 14. *A. officinalis*. Das Gleiche (wie Fig. 13) weiter vorgeschritten.

### Tafel XIII.

Fig. 1 u. 2. *Althaea officinalis*. Entwicklung der Schleimzellen im Längsschnitt aus dem Internodium (Mark).

Fig. 3. *A. officinalis*. Ausgebildete Schleimzelle im Querschnitt.

Fig. 4. *A. officinalis*. Wasserpräparat. Plasmakörper aus einer jungen Schleimzelle.

Fig. 5. *A. officinalis*. Auflösungsstadien der Schleimmembranen aus dem Mark.

Fig. 6. *A. officinalis*. Auflösungsstadien der Schleimmembranen aus der Wurzel.

Fig. 7. *A. officinalis*. Optisch differente Schleimmembranen (a u. b), Längsschnitt.

Fig. 8. *A. rosea*. Schleimzelle in Auflösung begriffen, aus dem Mark des Internodiums im Längsschnitt.

Fig. 9—11. *Rhamnus Frangula*. Entwicklung der Schleimzellen in der Stammrinde.

Fig. 12. *Rh. Frangula*. Ausgebildete Schleimzelle in der Rinde.

Fig. 13 u. 14. *Rh. Frangula*. Auflösungen der Schleimmembranen im Mark.

Fig. 15, 16 u. 17. *Epiphyllum truncatum*. Entwicklung der Schleimzellen im Gewebe des Stammes.

Fig. 18. *E. truncatum*. Schleimmembranen, stark vergrößert.

Fig. 19—21. *E. truncatum*. Auflösungsstadien der Schleimzellen im Gewebe des Stammes.

Fig. 22. *Opuntia Tuna*. Auflösungsstadien der Schleimmembran im Gewebe des Stammes.



# **Zur Kritik einiger Algengattungen.**

Von

**Dr. H. Klebahn** in Bremen.

Mit Tafel XIV.

---

Die nachfolgende Arbeit verdankt ihre Entstehung einigen Aeusserungen des Herrn Prof. Dr. A. Hansgirg (Oesterr. botan. Zeitschr., Nov. 1892 und Febr. 1893) über die von mir beschriebene Alge *Chaetosphaeridium Pringsheimii*. Ich wurde dadurch veranlasst, dem Verhältnisse der letzteren zu der Gattung *Aphanochaete* Berth. in De-Toni, Sylloge, nochmals meine Aufmerksamkeit zuzuwenden und besonders die *Aphanochaete*-Arten selbst einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Dass mir das letztere überhaupt möglich war, verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. O. Nordstedt in Lund, der mir sein gesammtes Material von *Aphanochaete globosa* und *polytricha* zur Verfügung stellte. Naturgemäss musste dabei auch auf die als *Aphanochaete repens* von verschiedenen Autoren und auf die als Arten von *Herpoteiron* Nägeli beschriebenen Algen eingegangen und versucht werden, deren verwirrte Synonymie zu klären.

Ausser von Herrn Dr. O. Nordstedt erhielt ich noch von folgenden Herren Rath, Material, Mittheilungen oder Literaturnachweise: Berthold, Borzi, Buchenau, Engler, Focke, Hennings (Botan. Museum, Berlin), Hildebrand, Huber, Klugkist (cand. med., Leipzig), Kützing, Lemmermann (Lehrer, Bremen), Möbius, Suringar, H. C. Wolle (Bethlehem Pa.). Es sei mir gestattet, dafür an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen.

### Aphanochaete repens.

Die zuerst beschriebene der im Folgenden in Betracht kommenden Algen ist *Herpoteiron confervicola* Nägeli. Dieselbe erscheint zuerst in Kützing's<sup>1)</sup> *Species algarum* 1849, p. 424 mit folgender Gattungsdiagnose: „*Trichomata minuta sterilia repentia, paralleliter in stratum simplex membranaceum coalita, ramis verticalibus torulosis, abbreviatis, e cellulis globosis hologonimicis opacis (spermatoideis?) compositis et dense aggregatis obsessa. Cellulae trichomatum horizontalium saepe setigerae, setis minoribus, basi bulbosis.*“ Die dort mit der Bezeichnung „*H. confervicola* Näg. in litt. c. icone“ erwähnte Art wird erst von Rabenhorst (*Flora Europaea Algarum* III, 1868, p. 391) als Art von *Aphanochaete* mit einer Diagnose versehen; diese lautet: „*A. filis procumbentibus, ramis erectis, verticalibus torulosis; articulis globosis vel subglobosis, filorum setigeris. v. s.*“

Die Gattung *Aphanochaete* wurde von A. Braun aufgestellt, der sie in seinem Werke „*Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur*“ 1849—1851, p. 196<sup>2)</sup> in einer Anmerkung folgendermassen charakterisirt: „*Aphanochaete* ist eine neue Algengattung, die aber vielleicht mit *Herpoteiron* Näg. (Kütz. Sp. alg., p. 424), von welcher sie sich durch den Mangel der verticalen, torulösen Zweige unterscheidet, vereinigt werden muss. Die Borsten, welche häufig aus dem Rücken der Zellen entspringen, sind nicht bescheidet wie bei *Coleochaete*, wohl aber oberwärts gegliedert, jedoch so zart, dass ihr oberer Theil schwer zu sehen ist. Die Bildung des Keimzellenpaares findet durch den Scheidewänden parallele Theilung des Inhaltes statt. Die Keimzellen sind fast kugelig, mit zwei Flimmerfäden versehen. . . . . Das Schwärmen der Keimzellen habe ich im August 1847 beobachtet.“ Die von

1) Ob die Diagnose von Nägeli oder von Kützing herrühre, vermochte Herr Prof. Dr. F. T. Kützing (Nordhausen) mir nicht mehr mitzuthellen.

2) Zuerst mit der Jahreszahl 1849 versehen (doch wie es scheint, erst später im Drucke fertiggestellt) erschienen im Programm z. Feier d. Geburtst. Sr. K. Hoheit des Grossherzogs Leopold von Baden am 29. Aug. 1849, Freiburg. — Die Anmerkung p. 196 stimmt (nach gef. Mittheilung des Herrn Hofrath Prof. Dr. F. Hildebrand in Freiburg) in beiden Ausgaben wörtlich überein.

A. Braun aufgestellte Art *A. repens* findet sich bei Rabenhorst (l. c.) folgendermassen beschrieben: „*A. filis ramisque procumbentibus, appressis; articulis leviter tumidis, diametro aequalibus; setis e cellularum dorso egressis, indistincte articulatis. v. s.*“ Rabenhorst giebt auch (p. 304) eine, wenngleich nicht tadellose, aber doch im Wesentlichen ausreichende Abbildung der *Aphanochaete repens* A. Br. Auf diese wird, da die Schwärmsporen mit vier Cilien dargestellt sind, weiter unten noch zurückzukommen sein.

Beide Arten, *H. confervicola* Näg. und *A. repens* A. Br., sind, wie schon angedeutet, von Rabenhorst 1868 zugleich mit *Ochlochaete Hystrix* Thwaites zu der Gattung *Aphanochaete* A. Braun vereinigt, die Rabenhorst folgendermassen charakterisirt: „*Fila articulata prostrata, quasi repentia, saepe in stratum irregulare plus minusve concreta. Rami decumbentes vel adscendentes; articuli apice vel dorso in setam saepius valde elongatam, semper non vaginatam protensi. Propagatio fit zoogonidiis.*“ Die Gattung wird auf 1847 zurückdatirt<sup>1)</sup>.

Von Wittrock (Bihang till Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. I, No. 1, p. 27, 1872) ist dann *Aphanochaete repens* ohne weitere Begründung als *H. repens* (A. Br.) Wittr. in die Gattung *Herposteiron* versetzt worden.

In De-Toni's Sylloge (I, 1889, p. 181) erscheinen endlich beide Arten als *Herposteiron confervicola*<sup>2)</sup> Näg. zusammengezogen, und zugleich ist der Gattung *Herposteiron* Näg. eine neue Gattung *Aphanochaete* Berth. gegenübergestellt.

Es soll zunächst die Zusammenziehung der Braun'schen mit der Nägeli'schen Art betrachtet werden, die zugleich eine Zusammenziehung der beiden Gattungen bedeutet. De-Toni stützt sich hierbei auf die Worte Hansgirg's (Flora 1888, p. 505):

---

1) In Braun's Schriften aus den Jahren 1847 und 1848 sind keine Angaben über *Aphanochaete* zu finden. Rabenhorst wird sich auf die oben citirte Notiz über die Beobachtung der Schwärmsporen im August 1847 bezogen haben. Nach den heute gültigen Regeln der Nomenclatur kann hierauf eine Priorität der Gattung *Aphanochaete* A. Br. nicht gegründet werden.

2) De-Toni hat „*conferviculum*“. Die Form *confervicola* ist (entsprechend *agricola* gebildet) sprachlich richtiger, da es ein Adjectiv „*colus, a, um*“ nicht giebt.

„Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass der Verfasser . . . . von Herrn Prof. Dr. P. R. Suringar (sic!) in Leiden das Original-Exemplar von *Herpoteiron confervicola* Näg. zur Besichtigung erhalten hat und auf Grund seiner mikroskopischen Untersuchungen des von Nägeli in einem Graben bei Zürich gesammelten an *Cladophora* festsitzenden *Herpoteiron confervicola* Näg. glaubt, dass mit dieser Alge *Herpoteiron repens* (A. Br.) Wittr. (*Aphanochaete repens* A. Br. non Berth.) vereinigt werden muss.“ Eine Beschreibung des Original-Exemplars wird nicht gegeben.

Man beachte, dass Hansgirg nur von „glauben“, nicht von „wissen“ oder „überzeugt sein“ spricht, es hat also weder Nägeli's Beschreibung, noch sein Original-Exemplar ausgereicht, um bei Hansgirg eine feste Ueberzeugung hervorzubringen, er „glaubt“ nur. Aber selbst, wenn Hansgirg überzeugt wäre, so wäre damit die Identität der beiden Algen nicht bewiesen. Hansgirg hat nämlich schwerlich das Original-Exemplar (also etwa ein mikroskopisches Präparat) untersucht<sup>1)</sup>, sondern, wie er übrigens etwas später selbst sagt, ein „Nägeli'sches Algenexsiccāt“, also eine grössere Algenmasse, die in der Nähe des Original-Exemplars gewachsen war. Damit lässt sich keinesfalls ein sicherer Beweis führen, da das Exsiccāt leicht ausser Nägeli's *Herpoteiron* auch die sehr verbreitete *Aphanochaete* A. Br. enthalten konnte.

Ich möchte hier zuvor eine principiell wichtige Frage berühren, deren Erörterung gerade jetzt, wo die Nomenclatur-Angelegenheit das Interesse der Botaniker wieder in Anspruch nimmt, am Platze sein dürfte. Die Wissenschaft besteht aus dem, was in Jedermann zugänglichen Druckschriften zur Darstellung gekommen ist, nicht aus dem, was in Handschriften, Notizblättern, Herbarien etc. von irgend einem Gelehrten in öffentlichen oder privaten Sammlungen vergraben liegt. Diese Anschauung ist hinsichtlich der botanischen Nomenclatur in Artikel 41—47 der „Lois“ De Candolle's zum Ausdruck gebracht worden. Nur was publicirt ist, kann Anspruch darauf machen, von späteren Autoren berücksichtigt zu werden, zugleich muss es so beurtheilt werden, wie es publicirt ist. Hat der

---

1) Herr Prof. Dr. W. F. R. Suringar hatte die Güte, mir zu bestätigen, dass er keine Nägeli'schen Präparate besitze und Hansgirg daher nur Papier- oder Glimmerexsiccate von ihm erhalten haben könne,

Autor bei der Publication Fehler gemacht, so kann seine Publication nicht auf Grund irgend welcher späteren Nachweise aus seinen Manuscripten etc. als fehlerfrei betrachtet werden. Ist eine Pflanze von einem Autor benannt, aber so fehlerhaft oder mangelhaft beschrieben, dass man sie nach seiner Diagnose nicht wieder erkennen kann, so soll sein Name nicht die Priorität und Anerkennung beanspruchen können, falls später ein zweiter Autor dieselbe Pflanze kenntlich beschrieben, aber, weil er sie nicht wieder erkannte, neu benannt hat. Die letzteren Consequenzen verstehen sich eigentlich von selbst und sind auch dem Sinne nach wohl in De Candolle's „Lois“ enthalten<sup>1)</sup>. Eine bestimmte Formulirung haben sie darin jedoch nicht gefunden, wohl aber in den Regeln über palaeontologische und zoologische Nomenclatur, die auf den internationalen Congressen zu Bologna 1881, bez. Paris 1889, festgestellt wurden<sup>2)</sup>. Dass in Botanik, Zoologie und Palaeontologie nach denselben Regeln verfahren werden sollte, ist gewiss keine unberechtigte Forderung<sup>3)</sup>. — Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass aus dem Vorstehenden nicht das Recht abgeleitet werden darf, beliebige Pflanzen neu zu benennen, weil sie schlecht beschrieben seien. Dass es unter Umständen Schwierigkeiten haben kann, zu entscheiden, ob eine Diagnose genügend oder ungenügend ist, gebe ich zu; aber

1) Vergl. hierzu besonders die Bemerkungen zu Artikel 46 in De Candolle, *Nouvelles remarques sur la nomenclature botanique*, Genève 1883, p. 24: „Un nom inintelligible n'a pas plus de valeur que s'il avait été écrit dans un herbier ou déposé dans un paquet cacheté. Son existence inconnue ne peut vicier un nom expliqué et publié.“ Ferner sei auf Nordstedt, *On the value of original specimens*, *La Nuova Notarisa* 1891, p. 449—454, und *Bot. Notiser* 1891, p. 76—82, verwiesen.

2) Congrès géologique international, Bologne 1881: „Sect. I, art. 3. Le nom attribué à chaque genre et à chaque espèce est celui sous lequel ils ont été le plus anciennement désignés, à condition que ce nom ait été publié et clairement défini.“

Congrès international de zoologie, Paris 1889: „Sect. VII, art. 35. Le nom attribué à chaque genre et à chaque espèce ne peut être que celui sous lequel ils ont été le plus anciennement désignés, à la condition: a. Que ce nom ait été divulgué dans une publication où il aura été clairement et suffisamment défini. b. Que l'auteur etc.“

Ich entnehme die vorstehenden Citate aus Saint-Lager, *La guerre des nymphes etc.*, *Ann. soc. bot. de Lyon* XVII, 1890, p. 206.

3) De Candolle's *Lois*, Artikel 5: „Les principes et les formes de la nomenclature doivent être aussi semblables que possible en botanique et en zoologie.“

darum das Gesetz aufzustellen, dass ein Name Gültigkeit haben muss, wenn überhaupt eine Diagnose dabei steht, einerlei ob eine zutreffende oder unzutreffende, ist widersinnig.

Was nun Nägeli's, bezüglich Kützing's *Herposteiron* betrifft, so behaupte ich, dass die Diagnose in Kützing's *Species algarum* auf keinen Fall auf die Alge passt, die Rabenhorst als *Aph. repens* A. Br. beschreibt und abbildet und die De-Toni nach Hansgirg als *Herp. confervicola* Näg. bezeichnet. *Trichomata paralleliter in stratum membranaceum coalita* (saepe oder interdum steht nicht dabei, also ist semper anzunehmen!), *ramis verticalibus e cellulis globosis compositis et dense aggregatis obsessa*. Welcher Unbefangene kann danach auf *Aphanochaete repens* A. Br. rathen? Es ist bezeichnend genug, dass schon A. Braun mit dieser Diagnose nichts anzufangen gewusst hat, sonst würde er nicht *Aphanochaete* als neue Gattung aufgestellt haben. Dazu kommt noch, dass auch die Haare ganz unzureichend beschrieben sind. Auch A. Braun's Beschreibung ist noch nicht einwurfsfrei, weil nur theilweise ausgearbeitet; aber unter Zugrundelegung des Braun'schen Namens hat Rabenhorst völlig brauchbare Diagnosen gegeben, die mit unbedeutenden Aenderungen noch heute verwendet werden können.

Man sollte daher die Combination *Aphanochaete repens* A. Br. in Rabenh. beibehalten, selbst für den Fall, dass die Untersuchung von Exsiccaten oder handschriftlichen Nachlassen zweifellos ergeben sollte, dass Nägeli dieselbe Alge vor sich gehabt hat wie A. Braun.

Letzteres scheint nun in der That der Fall zu sein. Mir liegen zwei Copien Nägeli'scher Handzeichnungen vor, die Herr Prof. Cramer an Herrn Dr. Huber in Montpellier gesandt hat und die Letzterer die Güte hatte, mir nochmals zu copiren. Die eine ist als *Herp. confervicola* Näg., die andere als *H. repens* Näg. bezeichnet. Beide entsprechen ganz dem, was unter *Aph. repens* A. Br. verstanden wird; von einem aus parallelen Fäden zusammengesetzten membranartigen Lager, sowie von dichtgedrängten Aesten ist keine Spur daran zu sehen. Ganz dieselbe Alge ist auch in Zeichnungen<sup>1)</sup> in A. Braun's Nachlasse im Kgl. Botan. Museum

---

1) Ob dieselben von Nägeli oder von Braun gezeichnet sind, erfuhr ich nicht.

in Berlin (s. unten) mit der Bezeichnung *Herp. confervicola* Näg. vorhanden; nur ist hier neben ganz normalen Pflanzen ein Thallus gezeichnet, in welchem die mittleren Zellen sehr hoch geworden und zweimal parallel zum Substrat getheilt sind. Hierin könnte man vielleicht eine Andeutung der dichtgedrängten aufrechten Zweige suchen, falls es sich in dieser Zeichnung überhaupt um eine richtige Beobachtung handelt, was mir zweifelhaft erscheint<sup>1)</sup>.

Da hiernach also Nägeli dieselbe Alge unter dem Namen *Herposteiron confervicola* verstanden zu haben scheint, die A. Braun *Aphanochaete repens* nannte, ist der Name *Herposteiron* als synonym mit *Aphanochaete* zu betrachten, ebenso vermuthlich die Combination *H. confervicola* mit *A. repens*. *Herposteiron* kann jedoch nach dem Voraufgehenden nicht die Priorität beanspruchen, zumal da der Beweis für die Identität sich nur auf unpublicirte Notizen gründet.

Ich wende mich nun zu der in De-Toni's Sylloge aufgestellten Gattung *Aphanochaete* Berthold.

Unter dem Namen „*Aphanochaete*“ hatte nämlich Berthold (Nova Acta, Bd. 40, p. 214—215) 1878 eine Alge besprochen, die im Wesentlichen zu den von Braun und Rabenhorst gegebenen Beschreibungen der *Aph. repens* passt, aber durch einige Eigenthümlichkeiten sich unterscheiden soll. Berthold sagt darüber: „Die Zellhaut kann in eine lange, unten zwiebelartig aufgetriebene Borste auswachsen, an der eine Gliederung nicht wahrgenommen werden konnte. Ein deutliches Lumen findet sich nur im unteren, zwiebelförmigen Abschnitt, der obere Theil zeigt auch bei sehr

---

1) Infolge der Notiz zu *Herposteiron confervicola* in Kützing's Species Algarum, p. 424: „Näg. in litt. c. icone“ vermuthete ich, dass in Kützing's Sammlung sich noch der Brief und die Zeichnung Nägeli's vorfinden könnten. Leider hat sich diese Hoffnung nicht erfüllt. Nachdem Herr Prof. Kützing mir mitgetheilt hatte, dass seine Sammlung sich gegenwärtig im Reichsherbarium zu Leiden befinde, bat ich Herrn Prof. Suringar um Auskunft und erfuhr nun, dass daselbst nur ein Zettel mit Standort und folgenden Algennamen: *Cladoph. Oedog.* mit *Hormocystis Kützingiana*, *Apiocystis Brauniana*, *Herposteiron confervicola*, *Nostoc gymnosphaericum*, *Anabaena* sp., dagegen weder ein Brief Nägeli's, noch eine Beschreibung oder eine Zeichnung vorhanden sei.

starker Vergrößerung nur einfache Contouren.“ „Bei der von Braun beschriebenen Art sind abweichend von der hier geschilderten die Borsten undeutlich gegliedert, die Schwärmsporen entstehen durch den Scheidewänden parallele Theilung des Zellinhalts, sie besitzen nur zwei Cilien.“ Berthold stellt in Fig. 4 die Theilung senkrecht zu den Scheidewänden dar und beobachtete vier Cilien. „Eine sie anfänglich umschliessende Blase wird von Braun nicht erwähnt. Zuweilen entstand nur eine einzige Spore in einer Zelle statt zwei“ (bei Braun!).

Es ist die Frage zu entscheiden, ob Berthold's Alge mit Braun-Rabenhorst's *Aphanochaete* identisch ist oder nicht.

Was zunächst die Gliederung der Borsten betrifft, so sind Braun's Worte darüber (s. oben) grammatisch unklar. Sind die Borsten so zart gegliedert, dass ihr oberer Theil schwer zu sehen ist? Das hätte wenig Sinn. Oder sind die Borsten so zart, dass ihr oberer Theil schwer zu sehen ist? Dann ist der Satz schlecht construiert. Deutlicher drückt sich Rabenhorst aus: *setis indistincte articulatis*; dem entspricht auch die Abbildung, die nicht Querwände darstellt, wie sie sich z. B. in den deutlich zellig<sup>1)</sup> gegliederten Haaren von *Chaetophora* finden, sondern unbestimmte breite Pfropfen.

Was sind diese Pfropfen? Es sei gestattet, einige eigene Beobachtungen anzuführen. Mir liegt unter anderen ein von Herrn E. Lemmermann zu Bremen, der sich mit der Bestimmung und Zusammenstellung der bremischen Süßwasseralgen<sup>2)</sup> beschäftigt, angefertigtes Präparat vor, in dem zahlreiche Exemplare von *Aph. repens* A. Br., einer *Mougeotia* aufsitzend, enthalten sind. Einige bilden längere oder kürzere, zum Theil etwas verzweigte Fäden, sehr viele sind zweizellig<sup>3)</sup>, einige einzellig. Das Präparat enthält Borsten in den verschiedensten Entwicklungsstadien (s. die Abbildungen Fig. 1—4). Zuerst bilden dieselben rundliche Ausstülpungen aus der Zelle, die in späteren Stadien länger werden und sich zuspitzen; das Protoplasma setzt sich in sie hinein fort. Dann gliedern

1) In den Haarzellen von *Chaetophora* sind Zellkerne leicht nachweisbar.

2) Vergl. Abhandl. naturwiss. Verein Bremen Bd. XII, Heft 3, 1893.

3) Wie Möbius' *forma bicellularis*, die doch wohl nur ein Entwicklungsstadium ist (Flora 1892, p. 434). Vergl. auch Berthold's Fig. 5 c.



sie sich durch eine Wand von der Tragzelle ab. Sie sind nun von Protoplasma ganz angefüllt, was durch nachträgliche Färbung des Präparats mit Hämatoxylin besonders gut sichtbar wurde, und scheinen auch einen Zellkern zu enthalten<sup>1)</sup>. Es sind also offenbar Zellen, die durch Zelltheilung aus der Tragzelle hervorgehen. Während sie zunächst die Gestalt eines hohen, am Rande der Basis etwas abgerundeten Kegels haben, verlängert sich später der obere Theil der Haarzelle bedeutend. Das Protoplasma verschwindet mehr und mehr aus dem unteren, nunmehr zwiebel förmigen Theile; dieser wird also leer und erhält ein deutliches Lumen. Der haarfeine, obere Theil dagegen bleibt mit Protoplasma erfüllt, das im Leben wahrscheinlich mitunter ziemlich homogen ist, an getrocknetem Material aber, sowie an dem mir vorliegenden mit Essig-Glycerin fixirten Präparate zu unregelmässigen Massen geronnen ist, die dem Haare ein undeutlich articulirtes Aussehen geben (Fig. 4). Uebrigens ist die Borste überhaupt sehr zart und schwer zu sehen („Aphanochaete“), und die Existenz eines Lumens im oberen Theil derselben wird nur durch die darin enthaltenen krümeligen Massen deutlich.

Es war mir eine besondere Genugthuung, feststellen zu können, dass meine Anschauungen sich in völliger Uebereinstimmung mit dem befanden, was Huber in einem mir erst später durch die Güte des Herrn Verfassers bekannt gewordenen Aufsätze (*Journal de Botanique*, 1.—16. September 1892) mittheilt<sup>2)</sup>. Besonders sei auf folgende Stelle verwiesen (p. 6—7 des Sep.-Abdr.): „Le protoplasme reste toujours très dense vers l'extrémité, tandis que le long du poil il devient plus ou moins écumeux, et souvent on le trouve interrompu par des bouchons d'une matière réfringente qui fait apparaître le poil comme indistinctement articulé.“ Eine Fussnote hierzu lautet: „Cette fausse articulation correspond parfaitement

---

1) Die nicht geeignete Fixirung des Präparats gestattete nicht, hierüber ganz klar zu werden. Huber hat (in der gleich zu erwähnenden Arbeit) den Kern nachgewiesen.

2) Huber macht den beachtenswerthen Vorschlag — dem ich mich im Folgenden anschliessen werde —, die Haarbildungen der Chaetophoreen folgendermassen einzutheilen und zu benennen: 1. Haare (poils, pila), von der Tragzelle zellig abgegliedert und zwar a) einzellige (Aphanochaete A. Br.), b) mehrzellige (Stigoclonium); 2. Borsten (soies, setae), nicht abgegliedert, oft scheidig (Entocladia, Chaetosphaeridium).

à la figure donnée par Rabenhorst (Fl. Eur. Alg. III, p. 304).“ Auch Möbius bezeichnet die Haare einer Alge, die er unbedenklich als *Herposteiron confervicola* bestimmt, als einzellig und ungegliedert (Biolog. Centralbl. XII, p. 97). Aus dem Vorstehenden geht zur Genüge hervor, was es mit der Gliederung der Borsten von *Aphanochaete repens* A. Br. auf sich hat. Berthold untersuchte die Alge lebend und sah daher entweder gar keine Gliederung oder fand keine Veranlassung, aus den Plasmappropfen Querswände zurecht zu deuten wie andere Beobachter. Die Haare sind also ungegliedert, aber durch eine Wand von der Tragzelle getrennt, also besondere Zellen; so stellt sie auch Möbius (l. c.) dar, und dasselbe ist auch aus Berthold's Abbildung zu ersehen.

Was den zweiten Unterschied betrifft, die Entstehung der Schwärmsporen, so verweise ich auf *Oedogonium Boscii* (in meinen Studien über Zygoten II, Pringsheim's Jahrbücher XXIV 1892, p. 246 und Taf. III, Fig. 5), bei dem die Spermatozoiden durch Theilung bald parallel, bald senkrecht zur Fadenrichtung gebildet werden. Hierauf lässt sich also schwerlich eine spezifische Trennung begründen. Hingewiesen sei noch darauf, dass ja keine Membran zwischen den beiden Schwärmern entsteht, und dass daher auch nachträgliche Lageänderungen sehr wohl denkbar sind.

In Bezug auf die Schwärmsporen habe ich zuvor zu bemerken, dass sie aus begreiflichen Gründen bei nicht ganz sorgfältiger Arbeit leicht zu Täuschungen Veranlassung geben können, und dass sie, weil man sie nicht jederzeit zur Verfügung haben kann, sich überhaupt schlecht zur Diagnosticirung der Algen eignen. Allerdings würde ich zwei Algen, die sonst morphologisch völlig gleich wären, sich aber durch die Zahl der Cilien an den Schwärmsporen unterschieden, für zwei verschiedene Varietäten oder Rassen erklären, vielleicht auch für verschiedene Arten, aber sicher nicht für zwei verschiedene Gattungen. Für den vorliegenden Fall scheint es eine einfache Lösung der Schwierigkeiten zu geben. Es sei zunächst auf Rabenhorst's in *Flora Europaea Algarum* Bd. III, p. 304, enthaltene Abbildungen der Schwärmsporen verwiesen, mit denen Berthold's Angaben übereinstimmen. Dasselbst sind in c zwei Sporen in einer Blase, in d eine Spore mit 4 Cilien dargestellt. Im Text schreibt Rabenhorst auffälliger Weise „v. s.“ = *vidi siccam*. Ich glaubte daher annehmen zu müssen, dass Rabenhorst

die Zeichnungen aus einer andern Quelle, vielleicht von A. Braun selbst erhalten habe. Eine deshalb an Dr. Rabenhorst-fil. in Dresden gerichtete Anfrage ist bisher ohne Antwort geblieben. Dagegen erhielt ich infolge einer Nachfrage nach Zeichnungen in A. Braun's Herbar durch die Güte der Herren Prof. Dr. Engler und P. Hennings in Berlin die Mittheilung der folgenden Notiz über *Aphanochaete repens* vom 14. Juli 1848 aus dem Handschriften-Nachlasse A. Braun's: „Ich sah Schwärmerausaat 8 bis 9 Uhr Morgens. Sehr deutlich sah ich wieder je zwei Sporen, die zusammengekettet sich lange umeinander drehten, ohne dass ich eine Hülle über beiden unterscheiden konnte. Mit den Flimmern waren sie gewiss nicht verwickelt. Länge der fast kugeligen Sporen  $\frac{2-2\frac{1}{2}}{800}$ ; das helle Ende stumpf und sehr breit. Flimmern sah ich deutlich vier, nicht zwei, wie ich früher glaubte. Flimmerfäden sehr fein, geschlängelt.“ Auch eine dabei liegende Zeichnung stellt die Schwärmspore mit vier Cilien dar, dieselbe weicht aber von der Rabenhorst's durch die Abrundung des Vorderendes ab. Auffällig ist freilich, aber vielleicht durch die Umstände, welche überhaupt das Erscheinen der „Verjüngung“ verzögerten, erklärlich, dass Braun bei der Publication unterlassen hat, die Beschreibung mit Rücksicht auf diese Beobachtung zu ändern.

Aus der vorstehenden Betrachtung dürfte zur Genüge hervorgehen, dass Berthold völlig im Rechte war, wenn er die ihm vorliegende Alge als *Aphanochaete* A. Braun (mit Beziehung auf *A. repens* A. Br.) bestimmte. Nur die Gestalt der Schwärmsporen weicht in Berthold's Darstellung etwas ab; ich will daher die Möglichkeit nicht bestreiten, dass Berthold's *Aphanochaete* eine Abart von *A. repens* A. Br. oder eine dieser sehr nahestehende Art sein kann. Da dies nur auf Grund eingehender Untersuchungen zu entscheiden ist, so liegt für mich vorläufig kein Grund vor, Berthold's Alge als neue Art aufzustellen (s. Fussnote 2 auf Seite 294).

Dass dieselbe trotzdem in De-Toni's Sylloge sogar zur Vertreterin einer neuen Gattung erhoben ist, hat Herr Prof. Dr. A. Hansgirg zu verantworten, der sich wiederholt mit *Aph. repens* beschäftigt hat. In seinem Prodomus der Algenflora von Böhmen (Archiv der naturw. Landesdurchforschung von Böhmen, Bd. V u. VI) beschreibt er sie p. 40 (1886) als *Herpoteiron repens* (A. Br.)

Wittr. mit u. a. folgenden Bemerkungen: „Einzelne Zellen . . . eine ziemlich lange, scheidenlose, an der Basis öfters mässig angeschwollene Borste tragend.“ „Auf dem Rücken öfters eine dünne, hyaline Borste tragend.“ Die beigegebene Abbildung ist zu klein, um Werth zu haben; den Habitus stellt sie jedoch befriedigend dar<sup>1</sup>). Später heisst es in demselben Werke (p. 258, 1888), dass „die nadelartigen, scheinbar scheidenlosen Borsten, wie der Verfasser an einigen, an Wurzeln von *Lemna minor* feststehenden Exemplaren bei starker Vergrösserung sich überzeugt hat, nicht scheidenlos, sondern von einer dünnen sehr eng anliegenden farblosen, seltener gelblich gefärbten Scheide umgeben“ sind, „aus welcher sie an jungen Exemplaren nicht, an älteren Exemplaren jedoch nicht selten in Form eines äusserst feinen hyalinen Härchens hervorrag.“ Auf diese Beobachtung fussend, sowie die Charaktere der übrigen von verschiedenen Autoren mittlerweile publicirten *Aphanochaete*-bez. *Herposteiron*-Arten berücksichtigend, veröffentlicht Hansgirg in demselben Jahre seinen Aufsatz „Ueber die Gattungen *Herposteiron* Näg. und *Aphanochaete* Berth. von A. Br. etc.“ (Flora 1888, p. 211 ff.), worin zunächst ohne irgend welche Begründung behauptet wird, dass Berthold's *Aphanochaete* (die Hansgirg überhaupt nicht gesehen hat) von A. Braun's „wesentlich verschieden“ sei (p. 212), dann dass Berthold's *Aphanochaete* „allem Anscheine nach den soeben genannten A.-Arten<sup>2</sup>) gleich organisirte Borsten“ besitze, und der Verfasser endlich zu folgendem Ergebnisse kommt: „Aus dem Vorhergehenden geht wohl hervor, dass man bisher zur Gatt. *Aphanochaete* A. Br. = *Herposteiron* Näg. zweierlei Algenarten gezählt hat. Die veget. Zellen einer Anzahl von diesen Arten sind mit ungegliederten *coleochaete*-artigen Borsten versehen, die Zellen zweier von diesen Arten tragen aber gegliederte *chaetophora*-artige Borsten resp. Haarbildungen. Bloss die

---

1) Es mag besonders darauf hingewiesen sein, dass die von Hansgirg an der erwähnten Stelle gegebene, übrigens, wie mir scheint, von älteren Autoren entlehnte Beschreibung keinerlei Veranlassung giebt zu zweifeln, dass der Verfasser wirklich *Aphanochaete repens* A. Br. vor sich gehabt habe.

2) Nämlich *Aphanochaete globosa* und *polytricha*, deren ihm „von Dr. O. Nordstedt zugekommene Original-Exemplare“ er „mikroskopisch näher untersuchte“, die aber, wie ich noch zeigen werde, keineswegs übereinstimmende Borsten haben. Und doch beiden gleich organisirt!

letzteren von den bisher beschriebenen *Aphanochaete*- resp. *Herpoteiron*-Arten können meiner Meinung nach in der Gatt. *Herpoteiron* Näg. (*Aphanochaete* A. Br. von Berth.) verbleiben, die übrigen könnte man dann zur Gattung *Aphanochaete* Berth. von A. Br. stellen\* (p. 215). —

Es liegt in der Natur der Sache, dass der Verfasser eines umfangreichen Sammelwerkes nicht jede Einzelheit nachprüfen kann, wenn sein Werk in absehbarer Zeit vollendet werden soll. Aber zu bedauern ist es, wenn dadurch unbegründete Ansichten gewissermassen sanctionirt werden und dann für viele Jahre die Wissenschaft beherrschen. De-Toni hat Hansgirg's Vorschläge in seine *Sylloge Algarum* aufgenommen, spätere Autoren, Wille (in Engler und Prantl, *Die natürl. Pflanzenfamilien*, 41. Lieferung, 1890), Möbius, Huber, ich selbst, haben sich dieser Nomenclatur bereits bedient.

Hansgirg's Vorschläge sind aber unhaltbar und zwar aus drei Gründen.

Erstens widersprechen sie Artikel 28, Absatz 9 der *Lois de la nomenclature*, welcher lautet: „Éviter de reprendre des noms qui ont existé, mais qu'on a refusé d'admettre, pour nommer des genres différents des anciens, à moins qu'il ne s'agisse de dédier de nouveau un genre à un botaniste; mais dans ce cas il est à désirer encore: 1° Que l'abandon du premier genre soit bien constaté; 2° Que la famille où l'on veut rétablir le nom soit tout à fait différente de la première.“ Hiernach muss einer der beiden Gattungsnamen *Aphanochaete* und *Herpoteiron* unbedingt aufgegeben werden, und man hat sich nur zu entscheiden, welchen man für *A. repens* A. Br. beibehalten will.

Zweitens hat Hansgirg Berthold zum Autor einer Gattung gestempelt, die es diesem gar nicht eingefallen ist, zu beschreiben. Die Borsten an Berthold's *Alge* sind nicht als *coleochaete*artig beschrieben und sind es auch nicht, wie Herr Prof. Berthold die Güte hatte, mir brieflich zu bestätigen. Er schreibt (21. Dec. 1892): „Sicher ist auch ferner, dass die Haare der von mir untersuchten Pflanze nicht *coleochaete*artig sind, also ohne Scheide; ich habe mich davon im vorigen Frühjahr vor der Absendung meiner Präparate nach Montpellier noch wieder überzeugt. Ein Irrthum in der Beziehung hätte mir wohl auch in meiner Dissertation kaum passiren können.“ Berthold's Präparate sind

in Montpellier von Huber untersucht worden; dieser stellt Berthold's Alge in seinem Aufsatze mit *Herpoteiron confervicola* Näg. und *Aphanochaete repens* A. Br. zusammen (p. 5) und schreibt mir in einem Briefe vom 5. Jan. 1893: „Die Haare von *Aphanochaete* Berth. sind Gebilde, welche in keiner Weise mit den Scheidenborsten von *Coleochaete* übereinstimmen. Vielmehr sind sie mit den einzelligen Haaren von *Herpoteiron confervicola* Näg. und *Aphanochaete repens* A. Br. identisch.“

Drittens ist unter dem Namen *Aphanochaete repens* Berth. von Hansgirg und nach dessen Angaben von De-Toni eine Algenart aufgestellt worden, die es möglicherweise gar nicht giebt. Was De-Toni *Herpoteiron confervicola* Näg. nennt, ist zweifellos *Aphanochaete repens* A. Br. in Rabenh.; die Diagnosen sind mit geringen Aenderungen<sup>1)</sup> aus Rabenhorst's Werk entlehnt. *Aphanochaete repens* Berth. in De-Toni ist dagegen dieselbe Alge, die Hansgirg von 1886—1888 in seinem *Prodromus* dreimal als *Herpoteiron repens* (A. Br.) Wittr. (= *Aphanochaete repens* A. Br.) aufführt; die Diagnosen sind nach dem *Prodromus* mit geringen Aenderungen<sup>2)</sup> übersetzt.

Nun hat Hansgirg an seiner Alge jedoch eine Scheide beobachtet. Es fällt mir gar nicht ein, die Existenz dieser Scheide zu bestreiten, wohl aber bezweifle ich, dass die Alge durch diese

---

1) Gattungsdiagnose: *Thallus e filamentis articulatis, irregulariter ramosis, decumbentibus, subrepentibus, saepe in stratum irregularem plus minusve concretis constitutus; cellulae dorso vel apice in setam saepius valde elongatam, articulatam, haud vaginatam, basi ut plurimum inflatam productae; setae 1-plures.* Die gesperrten Worte stimmen wörtlich oder dem Sinne nach mit Rabenhorst's (s. oben, p. 280) überein. Der Art-Diagnose ist hinzugefügt: *Filamentis ramisque conformibus; cellulis vegetativis 8—16 : 5—10; setis tenuissimis, hyalinis.*

2) Gattungsdiagnose: *Thallus e filamentis decumbentibus, articulatis, ramosis constans; cellulae seta longiusculâ, inarticulatâ, coleochaetoidâ, tenui-vaginatâ instructae.* Artdiagnose: *Ramis omnibus conformibus, matrici arcte adnatis, decumbentibus; cellulis vegetativis 5—10  $\mu$  crassis, diametro 1—2-plo longioribus, leniter tumidis, dorso saepius setâ tenui, hyalinâ, inarticulatâ, vaginâ hyalinâ vel subflavescente, arctâ, tenui inclusâ instructis.* Die gesperrten Worte sind wörtlich nach dem *Prodromus* p. 40 und 258 übersetzt.

Man beachte, dass, von den Borsten abgesehen, jeglicher Unterschied zwischen „*A. repens* Berth.“ und „*H. confervicola* Näg.“ fehlt.

Scheide etwas anderes wird als *Aph. repens* A. Br., bezügl. *Herp. confervicola* Näg. in De-Toni. Auch Möbius (Biolog. Centralblatt, XII, p. 97) beschreibt diese Scheide, ganz entsprechend Hansgirg, und zwar bei einer Alge, deren Haare nichts weniger als *coleochaetoid*, sondern vielmehr von der Tragzelle abgegliedert und anscheinend scheidenlos sind, weshalb Möbius auch nicht zögert, die Alge *Herposteiron confervicola* (A. Br.) Hansg. zu nennen (Autorenbezeichnung irrtümlich)<sup>1)</sup>. Diese Scheide ist zwar auch, wie die von *Coleochaete*, die ausgestülpte und endlich durchbrochene äussere Schicht des zum Haare ausgewachsenen Membrantheils; aber die Scheide bei *Coleochaete* und den übrigen mit gleichen Borsten versehenen Algen ist dick, auch bei schwächerer Vergrösserung gar nicht zu übersehen, überhaupt der auffälligste Theil der Haarbildung, die von *Aphanochaete* A. Br. ist überhaupt nur mit Mühe zu finden, „eine dünne, sehr eng anliegende Scheide,“ wie Hansgirg sagt, erst bei „starker Vergrösserung“ hat er sich von ihrer Existenz „überzeugt“<sup>2)</sup>. Die Hauptsache ist aber, dass das Lumen des *Coleochaete*-Haars mit dem der Zelle zusammenhängt, während das Haar von *Aphanochaete* A. Br. eine Zelle für sich ist, durch eine leicht nachweisbare Membran von der Tragzelle abgegliedert. Ueber das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein dieser Membran bei dem, was er *Aphanochaete repens* Berth. und *Aph. repens* A. Br. nennt, schweigt Hansgirg völlig; er verschmäht es auch, durch Abbildungen der betreffenden Algen über jeden Zweifel festzustellen, was er meint. Ich behaupte aber, dass gute Abbildungen mehr werth sind, als langathmige Beschreibungen, und dass Erörterungen, wie die vorliegenden, gar nicht nothwendig werden würden, wenn alle Autoren sich bemühen wollten, das was sie gesehen haben, auch sorgfältig zu zeichnen.

Was A. Braun, Rabenhorst, Berthold, Möbius, Huber vor sich gehabt haben, gehört zweifelsohne in dieselbe Algengattung,

---

1) Ebenso hat Huber bei *Herposteiron*, sowie auch bei dem mit ähnlichen Haaren versehenen *Chaetonema* diese Bildung gesehen, die er (p. 6 u. 7, Fussnoten) als „une sorte de gainé“ bezeichnet, um ihre Verschiedenheit von den echten Scheiden hervorzuheben.

2) In Möbius' Abbildung (l. c., p. 98) soll die äussere der beiden Linien am Grunde des Haars die Scheide darstellen; s. auch Huber's Abbildung.

höchst wahrscheinlich auch in dieselbe Art<sup>1)</sup>, die auch mir in Präparaten von Nordstedt (1. Australia, Haukesbury-River; 2. Sandwichinseln, Oahu) und von Bremen (präp. E. Lemmermann) vorliegt, die überhaupt sehr häufig und mir bei früheren Arbeiten schon oft begegnet ist. Auch *Herp. repens* (A. Br.) Wittr. in Hansgirg, Prodrusus (= *Aph. repens* Berth. in De-Toni, Sylloge) scheint, trotz oder eben wegen der „dünnen, sehr eng anliegenden Scheide“, von deren „Existenz man sich erst bei starker Vergrösserung überzeugen“ kann, nichts anderes zu sein. Sollte aber Hansgirg doch eine der *Aph. repens* A. Br. ähnliche Alge mit wirklich coleochaetoiden Borsten beobachtet<sup>2)</sup> und dieselbe nicht mit einer *Coleochaete* oder dergl. verwechselt haben, so hindert ihn Niemand, sie als neu zu beschreiben, und abzubilden! Aber der Name *Aphanochaete repens* darf derselben aus doppelten Gründen nach dem Obigen nicht beigelegt werden (auch der gleich zu erwähnenden Alge nicht).

Huber (a. a. O., p. 17) hat eine Alge gefunden, die, wie er meint, zu Hansgirg's Beschreibung passt; sie unterscheidet sich von *Coleochaete irregularis* nur durch ihre geringere Grösse. Huber beschreibt die Entwicklung der Borsten und giebt auch Abbildungen. Ob Hansgirg diese Alge vor sich gehabt hat, ist wohl noch zweifelhaft. Die Borsten sind nämlich am Grunde nicht zwiebelig angeschwollen, wie sie nach Hansgirg's Gattungsdiagnose<sup>3)</sup>, Prodrusus p. 40, zu sein scheinen, und die Scheiden sind in Huber's Abbildung viel zu deutlich, als dass man Hansgirg's Beschreibung darauf beziehen könnte.

Das Ergebniss der vorstehenden Betrachtungen ist kurz Folgendes:  
Die von A. Braun, Rabenhorst und Berthold als *Aphano-*

1) Oder wenigstens in einander sehr nahe stehende, augenblicklich noch nicht unterschiedene Arten. Vergl. Fussnote 2, p. 294.

2) In der Algenaufzählung in Sitzungsber. d. K. böhm. Gesellsch. d. Wiss., Jahrg. 1891, p. 303 u. 309 führt Hansgirg *Aph. repens* Berth. und *H. confervicola* Näg. nebeneinander auf. Danach scheint er also zwei verschiedene Algen zu meinen, während man nach den Angaben in Flora 1888 und im Prodrusus annehmen muss, dass die von ihm früher als *Herposteirion repens* (A. Br.) Wittr. bezeichneten Algen sämmtlich zu seiner *Aph. repens* Berth. gehören sollen.

3) Die Artdiagnosen schweigen darüber.



chaete repens und von Nägeli als *Herposteiron confervicola* bezeichneten Algen gehören in dieselbe Gattung, die *Aphanochaete* A. Braun zu nennen ist. Der Nägeli'sche Name *Herposteiron* kann, weil mit fehlerhafter und irreleitender Diagnose publicirt, Priorität gegenüber *Aphanochaete* nicht beanspruchen<sup>1)</sup>. Es bleibt abzuwarten, ob künftige genauere Untersuchungen die Unterscheidung mehrerer Arten nöthig machen; bis dahin können die genannten Algen als *Aph. repens* A. Braun zusammengefasst werden<sup>2)</sup>. *Aphanochaete repens* Berth. in De-Toni ist entweder überhaupt zu streichen (jedenfalls wäre die betr. Alge ungenügend beschrieben) oder vielleicht mit Huber's *Aph. repens* Hansg. identisch; letztere ist, nach Feststellung ihrer Selbstständigkeit, mit einem neuen Gattungs- und Artnamen zu versehen. Die Merkmale von *Aphanochaete repens* A. Braun können in folgenden Diagnosen zusammengefasst werden:

*Aphanochaete* A. Braun. Thallus e filamentis articulatis irregulariter ramosis (saepe non ramosis) decumbentibus, repentibus constitutus. Cellulae dorso vel apice in pilum valde elongatum, tenuissimum, hyalinum, inarticulatum (i. e. unicellulare), basi inflatum, non vel haud vaginatum<sup>3)</sup> productae, chlorophoris singulis pyrenoidem singulum includentibus nucleisque singulis praeditae. Propagatio fit zoogonidiis.

*A. repens* A. Braun. Cellulae leviter tumidae, 8—18:5—10  $\mu$ ; pila singula vel interdum plura, in superiore parte ad 1  $\mu$ , in basi inflatâ 3—4  $\mu$  crassa; zoogonidia 4-ciliata.

---

1) Herr Dr. J. Huber in Montpellier, der sich anfangs für die Aufrechterhaltung des Namens *Herposteiron* entschieden hatte und diese Ansicht, wie er mir mittheilt, auch in seiner Dissertation, die in den Ann. des sciences nat. erscheinen wird, ausgesprochen hat, ist nach einer wiederholten Correspondenz über diesen Gegenstand und nach Ueberlegung der Verhältnisse mit den Herren Prof. Dr. Flahault (Montpellier) und Prof. de Lagerheim (Quito-Tromsø) meiner Ansicht, dass der Name *Aphanochaete* beizubehalten sei, beigetreten (10. März 1893).

2) Huber hat in der erwähnten Dissertation bereits „*Herposteiron Bertholdii*“ als provisorische neue Art zu unterscheiden versucht (nach brieflicher Mittheilung).

3) Da die von Möbius beschriebene Scheide sehr schwer sichtbar ist, dürfte es sich empfehlen, in der Diagnose nicht darauf Rücksicht zu nehmen.

Die vorstehenden Erörterungen sind ohne Rücksicht auf die später beschriebenen Arten der Gattungen *Aphanochaete* bez. *Herpoteiron* ausgeführt worden. Selbstredend erfordern auch diese jetzt eine eingehende Betrachtung. Es sind die folgenden:

1. *H. globosa* Nordst. (De Algis aquae dulcis et de Characeis ex insulis Sandvicensibus a Sv. Berggren 1875 reportatis. Commentationes quas in memoriam solemnum secularium a. D. III nonas oct. 1878 edidit Regia Societas Physiographorum Lundensis. Lundae 1878, p. 23, Tab. II, Fig. 22—23).

2. *A. polytricha* Nordst. (Bot. Notiser 1887, p. 154. — Freshwater Algae, collected by Dr. S. Berggren in New Zealand and Australia. K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd. 22, 1888, No. 8, p. 16, Tab. I, Fig. 20—23).

3. *A. vermiculoides* Wolle (Freshwater Algae of the United States. Bethlehem 1887, p. 119, Tab. 105, Fig. 9—10).

4. *H. polychaete* Hansgirg (Prodromus p. 258 (1888), diagn. emend. in Flora 1888, p. 214). Ohne Abbildungen.

5. *H. globiferum* Hansgirg (Physiol. und algol. Mittheilungen. Sitzungsber. K. böhm. Gesellsch. der Wissensch. Jahrg. 1890, 2. Bd., p. 94, Tab. I, Fig. 18—28).

6. *H. hyalothecae* Hansgirg (daselbst Jahrg. 1891, p. 309). Ohne Abbildungen.

### *Chaetosphaeridium globosum* und *Pringsheimii*.

*Herpoteiron globosum* wurde von Nordstedt unter folgender Diagnose beschrieben: „*H. thallo subgloboso, filis ramisque procumbentibus, cellulis globosis vel interdum paullulum ovatis, in dorso seta valde elongata ornatis, in muco valde evoluto vegetantibus. Diam. cell. 14—16  $\mu$ .*“

Von den beigegebenen Abbildungen stellt Fig. 22 (Seitenansicht) fünf kugelige, sich berührende Zellen in einer Reihe dar, die einer Unterlage aufsitzen. Zelle 1—4 sind oben mit je einer Borste versehen, die wie ein Fortsatz der Membran aussieht und sich ganz allmählich, also ohne Theilung in Scheide und Borste, zu einem langen, dünnen Faden verjüngt. Fig. 23 (Ansicht eines Thallus von oben) enthält 10 Zellen, von denen einige sich berühren, während

andere durch Zwischenräume (im Ganzen fünf) von einander getrennt sind. Von irgend welchen Verbindungen zwischen den Zellen ist nichts dargestellt. In Fig. 22 ist die erste Zelle senkrecht zur Borste getheilt, aber nichts von einem Auswachsen der unteren Zelle angedeutet. Der ganze Thallus ist in beiden Figuren von einer dicken Gallerthülle umgeben.

Später hat Nordstedt (Freshw. Algae, p. 15) dieselbe Alge unter *Aphanochaete* A. Br. aufgeführt<sup>1)</sup> und eine forma paullo minor (Diam. cell. circ. 12  $\mu$ ; in *Nitella translucens*\* *tricellulari* Nordst. *epiphytica*), sowie eine forma paullo major (Diam. cell. 19–28  $\mu$ . — *Membrana cellularum interdum incrassata*) unterschieden.

De-Toni hat in seine Sylloge (1889, Juli 25) Nordstedt's Diagnosen wörtlich, sowie seine Formen als *Forma minor* Nordst. und *Forma major* Nordst. aufgenommen.

Eine neue Varietät der *Aph. globosa* will Hansgirg gefunden haben. Er beschreibt dieselbe (Sitzungsber. d. K. böhm. Gesellsch. d. Wiss., Jahrg. 1890, 1. Bd., p. 5) folgendermassen: „*Aphanochaete globosa* Nordst. (*Herposteiron globosa* Nordst.) *Var. minor* nob. Veget. Zellen bloss 6–12  $\mu$  breit, rundlich, mit einem fast so wie die ganze Zelle langen oder etwas längeren, halsartigen, 1–1,5  $\mu$  breiten Fortsatz, aus welchem eine sehr lange, etwa 0,5  $\mu$  dicke Borste hervorragt und mit einem wandständigen, plattenförmigen Chlorophore, in welchem ein Pyrenoid eingeschlossen ist, meist dicht nebeneinander, einzeln oder zu einem scheibenförmigen Lager fast parenchymatisch verwachsen und dann nicht rundlich, sondern eckig. Dauerzellen kugelig 12–15  $\mu$  breit, mit ziemlich dicker Membran; sonst wie die typische Form. Kommt in Sümpfen bei Pola in Istrien vor.“

Nach Untersuchungen, über die weiter unten berichtet werden wird, hat Hansgirg eine Reihe von Merkmalen der ihm vorliegenden Alge richtig erkannt, und er war auch völlig im Rechte, dieselbe als eine Verwandte der *Aphanochaete globosa* zu betrachten. Aber sein Name „*var. minor*“ ist zu verwerfen<sup>2)</sup>, und zwar aus einem formellen und aus einem sachlichen Grunde:

1) Dasselbe hatte kurz vor Nordstedt bereits Wille (l. c., p. 119) gethan.

2) Derselbe kann in Folge dessen selbstverständlich keine Priorität beanspruchen.

1. Da bereits eine forma minor Nordst. bestand, durfte der Name minor nicht gewählt werden (Artikel 35 und 38). Die Unterscheidung der beiden Formen minor und major von Seiten Nordstedt's, sowie das Erscheinen der Nordstedt'schen „Freshwater-Algae etc.“ war Hansgirg bekannt (Flora 1888, p. 212 und 213!). Auch De-Toni's Sylloge erschien vor Hansgirg's Publication.

2. Hansgirg hat die aufgestellte Varietät überhaupt nicht begründet. Es geht aus seiner Darstellung durchaus nicht hervor, welche Charaktere der Varietät allein angehören und welche die Diagnose von *Aphanochaete globosa* vervollständigen sollen. Nach der Schlussbemerkung „sonst wie die typische Form“ könnte man glauben, dass alle aufgezählten Merkmale unterscheidende sein sollen; der Interpunction nach kann sich diese Bemerkung aber auch auf die Dauerzellen allein beziehen. Beides hat keinen Sinn. That-sächlich passen alle von Hansgirg aufgeführten Charaktere, höchstens von dem Minimalmaasse und von dem mir übrigens sehr zweifelhaften „scheibenförmigen, fast parenchymatischen Lager“ abgesehen, auf die kleineren von Nordstedt als *Aphanochaete globosa* beschriebenen Algen; das scheibenförmige Lager könnte allenfalls auf eine der grösseren Formen passen. Was aber, wie ich unten zeigen werde, als unterscheidendes Merkmal hätte genannt werden müssen, das Fehlen der Gallerte, das verschweigt Hansgirg sorgfältig.

Wie im Folgenden noch weiter ausgeführt werden soll, stehen zwei Algen, die im verflossenen Jahre (1892) genauer beschrieben wurden, zu *Herposteiron globosum* Nordst. in einem eigenthümlichen Verhältnisse.

Die erste ist *Nordstedtia globosa*, eine von Borzi auf Menschenschädeln von Melanesien beobachtete Alge. Der italienische Gelehrte betrachtet dieselbe als identisch mit Nordstedt's *H. globosum*, erhebt sie aber, besonders wegen der centralen sternförmigen Chromatophoren zur Vertreterin einer neuen Gattung, die er folgendermassen beschreibt (Algae d'acqua dolce della Papuasiea raccolti su craniis umani dissepoliti, Nuova Notarisia, Serie III (1892), Aprile, p. 50): „*Nordstedtia* Borzi. Filamenta dichotome ramosa; ramuli 1-articulati, articulis sphaericis, dorso appendice setiformi, longissima, hyalina, basi haud vaginata et simplice instructis, muco copioso achroo

obvolutis et thallum globosum libere natantem constituentibus. Cellulae chromatophoro centrali stellato-laciniato praeditae.\* Art: *N. globosa* (Nordst.) Borzl.

Die zweite ist *Chaetosphaeridium Pringsheimii*, die von mir nach vorausgehender Publication des Namens mit ganz kurzer Beschreibung<sup>1)</sup> in Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXIV, 1892, p. 268 ff. eingehend besprochen und abgebildet wurde. Die Diagnose lautete: „Thallus microscopicus, epiphyticus, repens vel scandens, pluricellularis; cellulae globosae vel hemisphaericae, seta vaginata (coleochaetoidea) longissima super praeditae, utriculis cylindraceis contentu vacuis interpositis in filamenta brevia subramosa junctae, nucleis, chlorophoris pyrenoidibusque singulis. Incrementum ramificatioque filamentorum divisione cellularum horizontali fiunt, cellulis filiabus inferioribus lateraliter in utriculum cylindraceum subinde vacuum excrescentibus et in extrema parte ejus in cellulam globosam mox setigeram se mutantibus. Propagatio vegetativa zoosporis ex inferiori cellulae divisae parte singulatim ortis, per utriculos uncinata-ascendentes dimissis fieri videtur (?); zoosporas earumque dimissionem non vidi. — Generatio sexualis ignota. Diam. cell. 9—12  $\mu$ , long. vaginae setarum 13—18  $\mu$ , long. set. 200—300  $\mu$  vel major, crass. utric. 3—5  $\mu$ , long. 2—6-plo major.“

Bereits vor dem Erscheinen meiner ausführlichen Mittheilung hatte Möbius (Austral. Süßwasseralgen, Flora 1892, p. 433) die letztere Alge untersucht und sie mit Bezugnahme auf meine in Aussicht stehende Abhandlung unter dem Namen *Chaetosphaeridium Pringsheimii* Klebahn besprochen. Er sagt darüber: „Vorher<sup>2)</sup> glaubte ich die Pflanze vor mir zu haben, welche Nordstedt als *Aphanochaete globosa* bezeichnet hat, und unter diesem Namen habe ich auch über sie im biologischen Centralblatt (Bd. XII, No. 3, S. 107, Fig. 7) einige Mittheilungen gemacht<sup>3)</sup>. Obgleich die Beschreibung nicht ganz passt, so ist doch die Abbildung, die Nordstedt giebt, abgesehen von dem Vorhandensein einer Gallert-

1) Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch., Bd. IX, 1891, p. (7): „(*Chaetosphaeridium Pringsheimii* nov. gen. et nov. spec.) besteht aus kugeligen oder halbkugeligen, mit einer coleochaete-artigen Borste versehenen Zellen, die durch leere Schläuche in eigenthümlicher Weise miteinander verbunden sind.“

2) D. h. bevor Möbius meine Präparate und Zeichnungen gesehen hatte.

3) Dieselben betreffen nur die Haare.

hülle und dem Fehlen der leeren Verbindungsschläuche, derartig, dass eine Verwechselung leicht möglich erscheint.\* In der folgenden Beschreibung, die sich mit meiner Diagnose gut vereinigen lässt, erwähnt Möbius, dass die Alge an *Coleochaete* und verschiedenen fadenförmigen Algen ansitzend lebe.

Nachdem die im Voraufgehenden citirten Veröffentlichungen bekannt geworden waren, stellte Herr Prof. Dr. Anton Hansgirg in der Oesterr. botan. Zeitschrift, Nov. 1892 die folgende Behauptung auf:

„Die von Dr. H. Klebahn im 2. Hefte des XXIV. Bandes der Pringsheim'schen Jahrbücher ausführlich beschriebene neue Chlorophyceen-Gattung und -Art: *Chaetosphaeridium* Pringsheimii ist mit der von mir vor zwei Jahren in meiner Abhandlung 'Ueber neue Süßwasser- und Meeresalgen und Bakterien' publicirten *Aphanochaete globosa* (Nordst.) Wolle nov. var. *minor* nob. identisch und wird — da aus den vortrefflichen Untersuchungen Klebahn's hervorgeht, dass genügende Gründe zur Trennung dieser Art von der Gattung *Aphanochaete* vorhanden sind — aus Prioritätsrücksichten (*Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) = *Aphanochaete globosa* (Nordst.) Wolle benannt werden müssen.“

„Was die von Nordstedt sehr kurz beschriebenen neuen Formen der *Aphanochaete globosa* (Nordst.) betrifft, so bemerke ich hier, dass die *forma paulo minor* Nordst., deren Zellen etwa  $12\ \mu$  breit sind, mit der von mir ausführlicher beschriebenen var. *minor*, deren Zellen  $6-12\ \mu$  breit sind, als *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) var. *minus* (Nordst.) nob. vereinigt werden kann; hingegen wird die *forma major* Nordst., deren Zellen 19 bis  $28\ \mu$  breit sind, höchstwahrscheinlich sich als eine neue Art [*Chaetosphaeridium majus*] <sup>1)</sup> herausstellen.“

Seine Behauptungen auch zu beweisen, hält Herr Prof. Hansgirg nicht für nothwendig. Es genügt aber weder Nordstedt's noch Hansgirg's Diagnose, um daraus die behauptete Identität abzuleiten. Unbestreitbare Aehnlichkeiten lassen dieselben allerdings erkennen, und es wäre auch ganz begreiflich gewesen, wenn Nordstedt, der aus einem fremden Erdtheil mitgebrachte Algen, be-

---

1) *Nomen nudum*, cfr. Art. 46 der *Lois de la nomenclature*.

schränktes Material von vielleicht zweifelhafter Conservirung, untersuchte, die für *Chaetosphaeridium Pringsheimii* charakteristischen Schlauchbildungen übersehen hätte; Hansgirg aber hat selbstgesammeltes Material untersucht, und er rühmt sich an der erwähnten Stelle sogar, die Alge schon sehr oft beobachtet zu haben. Er hätte bei einigermaßen sorgfältiger Arbeit die Schläuche sehen müssen<sup>1)</sup>.

Auf meine Bitte um Aufklärung oder Zusendung eines Präparates schrieb mir Herr Prof. Hansgirg vom 16. Dec. 1892 das Folgende (wörtlich): „Sehr geehrter Herr College! Ich bitte Sie sehr um Entschuldigung, dass ich Ihre Bitte in Folge meiner seiner Zeit mit . . . . .<sup>2)</sup> u. A. gemachten Erfahrungen nicht erfüllen kann. Als ich . . . . für . . . .<sup>3)</sup> u. s. w. erklärt habe, erhielt ich von den betreffenden Herrn ähnliche Zuschriften wie unlängst von Ihnen. Welchen Nutzen meine briefliche Antworten und Erfüllung der Desiderata gehabt haben, können Sie schon daraus ersehen dass die betreffenden Herrn fast ohne Ausnahme noch jetzt Ihre Meinung aufrecht halten, trotzdem meine Ansicht später auch von anderen Forschern bestätigt wurde (so z. B. . . . .). Was die Diagnose meiner *Aphanochaete globosa* var. *minor* betrifft, so habe ich bei der Beschreibung der von mir unter dem Mikroskope (an Durchschnitten) beobachteten in *Coleochaete*-Lager nistenden Exemplare einen Fehler begangen, welchen ich erst später entdeckte. Auch Sie scheinen nicht alle Stadien der *Aphan. gl.* beobachtet zu haben<sup>4)</sup>. Mit vorzüglicher Hochachtung ergebener Prof. A. Hansgirg.“

Ich glaube die Beurtheilung dieses Briefes getrost dem Leser überlassen zu können. Wenn das gegenseitige Vertrauen unter den Forschern aufhört, steht es schlimm um die Wissenschaft. —

Mit grösster Liebenswürdigkeit sandte mir dagegen Herr Dr. O. Nordstedt in Lund, den ich gleichzeitig um ein Präparat seiner *Aphanochaete globosa* gebeten hatte, nicht nur das Verlangte,

---

1) Es ist auch ein mindestens sonderbares Verfahren, zuerst *Ch. Pringsheimii* mit der var. *minor* Hansg. für identisch zu erklären, um dann sogleich von *Ch. globosum* = *Ch. Pringsheimii* = var. *minor* wieder eine var. *minus* aufzustellen!

2) Drei Botanikernamen.

3) Drei Paare Pflanzennamen.

4) Das habe ich nie behauptet!

sondern ausserdem Material der verwandten Algenformen, und gestattete mir, die an seinen Präparaten gewonnenen Resultate zu publiciren.

Bevor ich zum Abschlusse der sofort in Angriff genommenen Untersuchung gelangen konnte, liess sich Herr Prof. Hansgirg in „berichtigender“ Weise abermals über *Chaetosphaeridium Pringsheimii* vernehmen (Oesterr. Botan. Zeitschr., Febr. 1893). Er sagt u. A.: „*Chaetosphaeridium Pringsheimii* Klebh.<sup>1)</sup> ist, wie sich aus neueren Untersuchungen über *Aphanochaete globosa* (Nordst.) Wolle ergibt, bloss mit der von mir als *Aphanochaete globosa* nov. var. minor 1890 beschriebenen<sup>2)</sup>, nicht aber mit *Aphanochaete globosa* (Nordst.) Wolle (*Herposteiron globosum* Nordst.) = *Nordstedtia globosa* (Nordst.) Borzi 1892 identisch.“

Diese zweite Aeusserung des Herrn Prof. Hansgirg zeigt, auf wie schwachen Füßchen seine erste gestanden hatte, da er sie auf die blossen Angaben Borzi's (am oben erwähnten Orte) hin, die nicht einmal bewiesen sind, ohne Weiteres zur Hälfte aufgibt. Es ist eine merkwürdige Ironie, dass trotzdem die erste Behauptung richtiger ist als die zweite!

An der zuletzt erwähnten Stelle giebt Hansgirg auch eine, allerdings sehr oberflächliche Vergleichung des *Ch. Pringsheimii* mit *Aph. globosa*, in der nun aber doch endlich, wohl in Folge der Angaben Borzi's, das Fehlen der Gallert bei Hansgirg's Alge erwähnt wird. Was über die Längenverhältnisse der Borstenscheiden gesagt wird, ist indessen wiederum unzutreffend. Zum Schlusse kommt, ganz nebenbei allerdings, die Hauptsache: *Ch. Pringsheimii* muss in *Ch. minus* Hansg. umgetauft werden!

Nach diesen unerquicklichen Berichten, die zur Beurtheilung des Verfahrens und der wissenschaftlichen Arbeit des Herrn Prof. Hansgirg leider nothwendig sind, gehe ich zur Besprechung der mir von Dr. Nordstedt übersandten Algen über. Ich habe die Genugthuung, sagen zu dürfen, dass die darauf verwandte Mühe einen wirklichen Fortschritt in der Kenntniss der in Betracht kommenden Algen zur Folge gehabt hat, und ich bedauere nur, dass

---

1) Eine verwirrende, dem Gebrauche und grammatischen Gesetzen jedenfalls widersprechende Abkürzung.

2) Hier scheint das Wort „Alge“ zu fehlen.



Quantität und namentlich Qualität des Materials nicht ausreichen, um alle sich aufdrängenden Fragen zu lösen.

Die zuerst beschriebene Form der *Aphanochaete globosa* (Nordst.) (Alg. Sandwic. 1878), in zwei Präparaten, bezeichnet „No. 4 und 15, Hawaii 1875, leg. Berggren,“ leider nur in drei Exemplaren mir vorliegend, stimmt im Bau der Zellen und der Borsten völlig mit *Chaetosphaeridium Pringsheimii* überein (Fig. 5). Die Borsten sind also scheidig und nicht, wie es Borzi von *Nordstedtia* angiebt, „haud vaginatae“. Auch lässt sich noch mit ziemlicher Sicherheit erkennen, dass die Chromatophoren wie die von *Chaetosphaeridium* gebaut, und nicht sternförmig, wie die von Borzi's *Nordstedtia* sind. Verbindungsschläuche zwischen den Zellen kann ich allerdings an diesen Präparaten mit dem besten Willen nicht erkennen; wohl aber sehe ich in Präparat 4 zwei Theilungsstadien, in denen die untere von den Schwesterzellen, wie in Fig. 5a oder 7e meiner Arbeit über *Ch. Pringsheimii*, einen kurzen seitlichen Auswuchs bildet (Fig. 5). Diese Beobachtung ist entscheidend; sie beweist, dass Zelltheilung und Wachsthum der Fäden bei *Aphanochaete globosa* in derselben Weise stattfinden, wie bei *Ch. Pringsheimii*; *Aph. globosa* gehört also wirklich in die Gattung *Chaetosphaeridium*, und es ist wohl nicht zu zweifeln, dass an günstigeren Präparaten oder bei geeigneterer Präparation auch die Verbindungsschläuche zu finden wären<sup>1)</sup>. Aber *Ch. Pringsheimii* besitzt bei typischer Entwicklung sehr ausgebildete Schläuche — gerade diese hatten mich besonders veranlasst, dieser Alge meine Aufmerksamkeit zuzuwenden und sie als neue Gattung und Art anzusprechen — und keine eigene Gallert-hülle; dasselbe gilt für Möbius' Form. *Nordstedt's* Alge hat, wenn überhaupt, doch mindestens sehr unentwickelte Schläuche, aber eine Gallert-hülle, die man gar nicht übersehen kann. Ausserdem sind die Zellen der letzteren ein wenig grösser, 12—18  $\mu$ . Es erscheint daher am richtigsten, *Aph. globosa* als eine zweite Art

1) Ich wagte nicht, die einzigen beiden Präparate den Gefahren des Öffnens auszusetzen.

der Gattung *Chaetosphaeridium* zu betrachten und sie künftig *Ch. globosum* (Nordst.) Kleb.<sup>1)</sup> zu nennen.

In dieser Anschauung bestärkt mich die Untersuchung einer Alge, die ich in einem dritten der Nordstedt'schen Präparate, das bezeichnet ist „*Aph. globosa* (Nordst.) 249 ad Omatangi prope Taupo Novae Zealandiae 1875 leg. Berggren,“ sowie in ziemlicher Menge in zwei Röhrchenproben von Algen mit der Bezeichnung „240 und 248, Omatangi prope Taupo etc.“ finde. Sie besitzt eine eigene, stark entwickelte und scharf begrenzte Gallerte von oft fast kugelige Form und 0,2—0,4 mm Durchmesser, in der die Zellen, ihre Borsten nach aussen streckend, eine peripherische Schicht bilden (Fig. 6); doch tritt dieser Bau nicht an allen Exemplaren gleich deutlich hervor. Die Gestalt der Zellen und die Beschaffenheit der Borsten sind genau dieselben, wie an der Alge von Hawaii oder bei *Ch. Pringsheimii* (Fig. 9 u. 10); nicht selten beobachtete ich, dass die Borsten, statt aus der Gallerte hervorzuragen, sich innerhalb derselben zusammengeknäuelte hatten, wie ich es ähnlich auch von *Ch. Pringsheimii* beschrieben habe (Fig. 6). Die Dimensionen der Zellen sind noch etwas grösser als bei der Alge von Hawaii, doch erklärt sich dies wohl durch die starke gallertartige Verdickung, welche die Membranen erfahren haben. Ausser der Membranverdickung ist übrigens kein wesentlicher Unterschied gegen die typische Form von Hawaii aufzufinden. Nordstedt scheint diese Alge zu der forma paulo major gerechnet zu haben, da er l. c. die Präparat-Nummern 240 und 249 unter letzterer aufzählt; auch seine Bemerkung „membrana cellularum interdum incrassata“ würde für dieselbe noch besser passen als für eine zweite noch grössere, in den Präparaten mit der Bezeichnung *Aph. globosa* f. major enthaltene und mit den Nummern 157, 158 und 240 versehene Alge, die wie ich weiter unten zeigen werde, sogar als generisch verschieden von den jetzt zu besprechenden Algen anzusehen sein dürfte. Herr Dr. Nordstedt schreibt mir auch vom 23. Januar 1893, dass die forma major eigentlich zwei Formen umfasst habe.

Was die erwähnte Membranverdickung betrifft, so liegt entweder der dünnen, festeren Aussenschicht der Zellwand innen eine

---

1) Non Hansgirg.

gallertige Schicht an, die oft, besonders oben, eine beträchtliche Dicke (bis  $4\ \mu$  und mehr) erreicht und nicht selten geschichtet erscheint, oder es ist sogar eine besondere zweite Membran innerhalb der ersteren entwickelt. Stets scheint dadurch die Communication nach dem Borstenlumen abgesperrt zu werden. Ein paar Zellen mit besonders eigenthümlicher Wandverdickung sind in Fig. 7 und 8 abgebildet.

Kleinere Gruppen von Zellen, gewöhnlich 2—4, sind durch ganz kurze Schläuche verbunden; letztere werden jedoch bald zerrissen und die Zellen dann durch Gallerte getrennt. Die Zelltheilung erfolgt ähnlich wie bei *Chaetosphaeridium Pringsheimii* (Fig. 9 und 10); allerdings konnte nur eine geringe Zahl in Theilung begriffener Zellen gefunden werden. Die Theilungsfiguren erscheinen wegen der verdickten Membranen weit plumper als bei jener Alge. Von den durch Theilung ungefähr senkrecht zur Borstenrichtung entstandenen Tochterzellen bleibt die untere nur selten unter der oberen liegen; meist rückt sie in einer an *Chaetosphaeridium Pringsheimii* erinnernden Weise zur Seite, um dann einen Platz seitlich neben der in der Mutterzellwand bleibenden oberen Schwester einzunehmen. Alle Zellen, welche sich vor kurzem getheilt haben (obere Schwesterzellen in der Mutterzellwand), tragen eine scheidige Borste, die übrigen (untere fortgerückte Schwestern), an Zahl grösser, sind borstenlos (Fig. 6). In Entwicklung begriffene Borsten wurden nicht gefunden, wohl aber in einzelnen Gallerten nicht selten Zellen mit zwei Borsten, eine Erscheinung, die ich sehr vereinzelt auch bei *Ch. Pringsheimii* bemerkt habe.

Der Zellinhalt ist leider so schlecht conservirt, dass ich über die Chromatophoren gar nichts sagen kann; es liegt jedoch kein Grund vor, anzunehmen, dass dieselben anders als bei der Alge von Hawaii beschaffen sein sollten.

Ich habe den Verdacht, dass die soeben beschriebene Alge von Neu-Seeland nur ein eigenthümlicher, durch besondere Bedingungen hervorgerufener Entwicklungszustand des *Chaetosphaeridium globosum* ist, vielleicht ein Uebergang zu einem mit Verdickung und Vergallertung der Membran und Nichtneubildung der Borsten verbundenen Ruhezustande. Da jedoch über die näheren Umstände,

unter denen die Algen gewachsen sind, nichts bekannt ist<sup>1)</sup>, so ist auch die Möglichkeit nicht ganz abzuweisen, dass es sich um eine andere Art handelt. Von der peripherischen Anordnung der Zellen war nämlich an der typischen Form von Hawaii nichts zu sehen, auch geben die sich theilenden Zellen doch ein ziemlich abweichendes Bild; aber ich muss diesem gegenüber nochmals darauf hinweisen, dass von der typischen Form nur drei kleine Exemplare vorhanden sind, die nur wenige, 4, 7 und 10 Zellen in der Gallerte enthalten. Ich halte es daher für am gerathensten, zwischen den beiden extremen Möglichkeiten den Mittelweg zu wählen; ich stelle diese Form zu *Ch. globosum*, unterscheide sie aber wegen der erwähnten Wuchsverhältnisse, der verdickten Zellwände und der abweichenden Zelltheilung von der *forma typica* als *forma incrassata*.

Herr Dr. Nordstedt sandte mir noch ein viertes Präparat der *Aph. globosa*, das die Bezeichnung trägt: „W. Joshua F. L. S. Cirencester. Hulgavon Moore. Bodmin“<sup>2)</sup>. In demselben finde ich einer Fadenalge (und zwar demselben Faden) aufsitzend drei Colonien einer Alge, die auch mit *Ch. Pringsheimii* im Bau der Zellen und Borsten übereinstimmt. Die Grösse der Zellen beträgt 10—13  $\mu$ . Von Gallerthüllen ist keine Spur vorhanden. Die eine Colonie besteht aus dichtgedrängten, aber nicht polygonal abgeplatteten Zellen; Schläuche sind nicht zu sehen (Fig. 11). Die zweite Colonie sitzt dem Faden nur theilweise an und ist etwas grösser. An den freien Zweigen derselben sind ganz kurze, aber deutliche Schläuche zwischen den Zellen sichtbar. Die dritte Colonie ist klein und ungünstig gelegen. Zelltheilungsstadien und aufsteigende Schläuche fehlen in allen drei Colonien; nur die zweite enthält eine Zelle, die auffälligerweise fast parallel zur Borste getheilt zu sein scheint. Dem Anscheine nach entspricht diese Alge ganz der Form, die ich in Fig. 8 meiner Arbeit über *Ch. Pringsheimii* abgebildet und p. 274 als „vermuthlich“ zu *Ch. Pringsheimii* gehörig betrachtet habe. Ob sie völlig mit letzterem identisch ist, kann (besonders auch wegen des abweichenden, aber möglicherweise abnormen einzigen Theilungsstadiums) noch nicht

1) Die einzige Angabe (aus Nordstedt, *Freshwater Algae etc.*, p. 7) lautet: 239—266 *Omatangi* (3—3000') at Taupo Lake, in bogs and swamps; 248 on *Nitella leptosoma* Nordst.

2) In Cornwall.

entschieden werden. Es dürfte sich daher wohl empfehlen, sie bis auf weiteres als *forma conferta* von der typischen Form des *Ch. Pringsheimii* zu unterscheiden. Das Fehlen der Gallerthülle bei dieser Form bestärkt mich in der Ansicht, dass das Vorhandensein der Gallerte bei *Ch. globosum* ein spezifisches Merkmal, nicht eine blosse Folge des Vorkommens der Alge im freien Wasser ist (im Gegensatze zu dem gewöhnlichen Vorkommen des *Ch. Pringsheimii* innerhalb der Gallerte von *Coleochaete*). Auch Borzi misst am angeführten Orte dem Vorhandensein der Gallerte bei seiner *Nordstedtia globosa* besondere Wichtigkeit bei.

Die Abbildung einer sehr ähnlichen Alge, die auch hierher zu gehören scheint, sandte mir Herr Huber von Montpellier; derselbe Herr wird die Beobachtung dieser Alge fortsetzen.

Endlich dürfte auch die von Hansgirg beschriebene Alge hierher zu ziehen sein; auf die Wuchsform der *forma conferta* passt seine Beschreibung ziemlich gut. Allerdings will er sie nach seinem Briefe auch in *Coleochaete*-Lagern gefunden haben; davon verräth die Beschreibung aber nichts.

Nach dem Voraufgehenden ergeben sich folgende Diagnosen:

*Chaetosphaeridium* Klebahn. Thallus pluricellularis; cellulae globosae vel hemisphaericae, apice in setam vaginatam (*coleochaetoidem*) longissimam, persistentem, vaginâ singulâ praeditam productae, utriculis cylindraceis contentu vacuis plus minusve evolutis interpositis in filamenta brevissima subramosa conjunctae vel interdum muco separatae, chlorophoris laminaribus parietalibus singulis pyrenoidem singulum includentibus et nucleis singulis praeditae. Divisio cellularum horizontalis, cellulis filiabus quae sunt inferiores (i. e. a. setâ aversae) ad latus migrantibus.

*Ch. globosum* (Nordstedt) Klebahn<sup>1)</sup>. Cellulae muco valde evolutae, globosae inclusae; utriculi breves aegre conspicui. Diam. cell. 12—18, long. vag. 16—17, crass. vag. 2—3  $\mu$ . Diam. pulv. 0,1 mm vel major.

*forma typica.*

*forma incrassata.* Cellulae in muco globosae, valde evolutae stratum periphericum formantes, partim setâ carentes; setae radiatim dispositae; membranae cellularum valde incrassatae (ad 4—6  $\mu$ ),

---

1) Non Hansgirg.

gelatinosae; utriculi brevissimi, mox abrupti, cellulis mucosae separatis. Diam. cell. 13—20, long. vag. 14—19, crass. vag. 2—3  $\mu$ . Diam. pulv. 0,2—0,4 mm. — An status evolutionis formae typicae?

Ch. Pringsheimii Klebahn. Filamenta epiphytica, repentina vel scandentia, mucosae proprio carentia; utriculi plerumque valde evoluti, aut horizontales aut uncinatae-adscendentes, persistentes. Diam. cell. 9—12, long. set. ad 300, long. vag. 13—18, crass. vag. circ. 2  $\mu$ .

forma typica.

forma conferta. Cellulae confertae, saepe quasi in stratum dispositae; utriculi brevissimi.

### Nordstedtia globosa.

Mit dem Vorstehenden ist zugleich über *Nordstedtia globosa* (Nordst.) Borzi ein Urtheil gefällt. Da diese Alge besonders durch die sternförmigen Chromatophoren (sowie durch die stark entwickelte Gallerthülle) ausgezeichnet ist, so hat sie mit Ch. Pringsheimii nichts zu thun, und ebensowenig mit Ch. globosum, da letztere Alge in den Chromatophoren mit Ch. Pringsheimii übereinstimmt. Sie ist also nicht als N. globosa (Nordst.) Borzi, sondern als *Nordstedtia globosa* Borzi (nov. gen. et nov. spec.) zu bezeichnen. Aus einem Briefe und einer Skizze, die Herr Professor Borzi am 19. Febr. 1893 die Güte hatte mir zu übersenden, geht auch auf das bestimmteste hervor, dass der Bau der Borsten bei *Nordstedtia* ein ganz anderer ist, wie bei *Chaetosphaeridium* (*Aphanochaete*) *globosum* (Nordst.). Dieselben bilden sehr dünne, strahlenförmig aus der kugeligen Gallerte hervorragende Fäden, die am Grunde eine kleine und kurze, im Verhältniss zur Grösse der Zellen ganz unbedeutende Verdickung besitzen. Auch mit den Borsten der weiter unten zu besprechenden Algen scheinen die der *Nordstedtia globosa* Borzi keinerlei Aehnlichkeit zu haben.

### Dicoleon Nordstedtii.

Eine sehr interessante, von Nordstedt zu *Aphanochaete globosa* forma paulo major gerechnete Alge enthalten zwei der

Nordstedt'schen Präparate von Taupo, Neu-Seeland (1875 leg. Berggren), das eine No. 158, das andere ohne Nummer, sowie zwei Röhrchenproben, No. 157 Taupo und No. 240 Omatangi prope Taupo; diese Algen sind „in bogs and swamps“ gesammelt. Leider sind im Ganzen nur etwa sieben Exemplare vorhanden.

Diese Alge (Fig. 12—14) bildet rundliche, 0,25—0,5 mm grosse Gallerten, in denen eine Menge kugelige, zum Theil borstentragender Zellen zusammengehäuft, enthalten sind. Bei genauerer Untersuchung erkennt man, dass viele der benachbarten Zellen mit einander verwachsen und ausserdem durch eine gemeinsame äussere Membranlamelle, eine Art Schlauch, verbunden sind. Letzterer ist im Vergleiche zu den Zellen meist sehr eng, so dass rechts und links von der Berührungsstelle nur ganz kleine, selten etwas grössere dreieckige Zwickel, von den beiden Zellmembranen und der Schlauchwand begrenzt, sichtbar sind. Nur in wenigen Fällen erscheinen diese Schläuche weiter und von den Zellen durch einen Zwischenraum getrennt. Verfolgt man bei starker Vergrösserung, welche Zellen in dieser Weise verbunden sind und welche nicht, so ergibt sich, dass der Zellenhaufen ein System verzweigter Fäden ist (Fig. 12)<sup>1)</sup>. Auch sieht man dann, dass der ganze Thallus eine deutlich entwickelte Ober- und Unterseite besitzt, woraus zu schliessen ist, dass derselbe irgend einer Unterlage, wahrscheinlich einer Wasserpflanze, aufsitzend wächst. Neben den horizontalen Verzweigungen sind auch kurze aufrechte Aestchen vorhanden, die meist wohl nur aus einer, häufig borstentragenden Zelle bestehen. Die Grösse der Zellen beträgt 18—29  $\mu$ . Ihr Inhalt ist an dem vorliegenden Material zu schlecht conservirt, um irgend etwas über denselben, besonders über die Chromatophoren, sagen zu können. Es sind leere und volle Zellen vorhanden. Eine Gesetzmässigkeit in deren Anordnung kann ich nicht finden; auch kann ich keine Rechenschaft darüber geben, auf welche Weise der Inhalt entleert worden ist, da ich keinen Riss finde und eine Entleerung durch die Borste wenig glaubhaft erscheint. Auffällig ist, dass meist nur die leeren, zugleich

1) Da eine gewisse Aehnlichkeit mit *Coleochaete*-Arten in der Verzweigungsweise der vorliegenden Alge nicht zu verkennen ist, so könnte sich auf dieselbe vielleicht die von Hansgirg, *Prodromus*, p. 40 citirte Bemerkung Wolle's, dessen Werk *Freshwater Algae* (IV, p. 48) mir leider nicht zugänglich ist, beziehen, dass *Aph. globosa* (Nordst.) der *Coleochaete soluta* Pringh. ähnlich sei.

etwas kleineren Zellen eine Borste tragen, die vollen Zellen nicht oder nur in wenigen Fällen, und dass die Membran der vollen Zellen stark verdickt (bis  $5\ \mu$ ) und anscheinend gallertartig ist, ähnlich wie bei der oben beschriebenen *forma incrassata* des *Chaetosphaeridium globosum*. Mit Chlorzinkjod färben sich nur die inneren Membranschichten blau. Dabei treten in manchen Zellen eigenthümliche linsenförmige und sich sehr intensiv färbende Verdickungen hervor, die besonders da liegen, wo zwei benachbarte Zellen eines Fadens zusammenstossen (an einigen Stellen in Fig. 12 anzudeuten versucht). Ueber die Bedeutung derselben habe ich kein Urtheil gewinnen können.

Sehr charakteristisch sind die Borsten gebaut, indem sie eine doppelte Scheide besitzen (Fig. 14). Die erste Scheide ist eine ganz kurze (nur  $5-7\ \mu$  lange) Ausstülpung der äussersten Zellwandschicht. Die zweite Scheide, die Hauptscheide, ist  $60-80\ \mu$  lang, (also 3—4 mal so lang als die Zellen) und unten bis 5, oben nur  $3\ \mu$  dick. Ihre Wand ist in der unteren Hälfte ziemlich dick und wird nach oben allmählich dünner. Mit ihrem unteren, etwas verjüngten und dünnwandigeren Ende steckt diese Scheide in der ersteren, der äusseren. Sie dürfte sich in eine mittlere Lamelle der Zellwand fortsetzen. Daran ist wohl kaum zu zweifeln, wenngleich es mir nicht gelang, hiervon eine ganz klare Anschauung zu gewinnen. Die eigentliche Borste endlich, die, wie Chlorzinkjod-Behandlung deutlich zeigt, eine Fortsetzung der innersten Membranschicht ist, ragt aus der Hauptscheide hervor und lässt sich innerhalb derselben auch ohne Reagentien leicht verfolgen. Mit Chlorzinkjod aber hebt sie sich besonders deutlich ab, indem sie sich blau färbt, während die Scheide farblos bleibt. Sie besitzt ein deutlich wahrnehmbares Lumen und scheint eine bedeutende Länge erreichen zu können. An einem Präparate sehe ich in zwei Borstenscheiden mit Safraninfärbung deutlich einen dichten Protoplasmainhalt, der mit dem Zellplasma, allerdings nicht ganz lückenlos, zusammenhängt; das Ende der Scheide ist leider undeutlich, und es kann daher nicht entschieden werden, ob dies vielleicht in Entwicklung begriffene Borsten sind. Sonst fehlen Entwicklungsstadien der Borsten, ebenso wie in Theilung begriffene Zellen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die vorstehend beschriebene Alge sowohl von *Chaetosphaeridium globosum*, wie



von *Ch. Pringsheimii* spezifisch verschieden ist. Ich glaube sogar, dass sie überhaupt zur Gattung *Chaetosphaeridium* nur lockere Beziehungen hat. In dem Vorhandensein der scheidigen Borsten, sowie durch die kurzen Schläuche zwischen den rundlichen Zellen stimmt sie zwar mit *Chaetosphaeridium* überein, aber die Verzweigungsweise muss doch eine ganz andere sein, da die benachbarten Zellen desselben Fadens sehr eng zusammenhängen. Leider fehlen zur sicheren Feststellung der Verzweigungsweise die geeigneten Zelltheilungsstadien. Zu der Gattung *Nordstedtia* kann sie, obgleich ich über die Chromatophoren nichts sagen kann, deshalb nicht gehören, weil die Borsten deutlich scheidig sind, Borzi aber die von *Nordstedtia* als „*haud vaginatae*“ bezeichnet. Ich betrachte sie als Vertreterin einer besonderen Gattung, die ich *Dicoleon*<sup>1)</sup> nenne, und bezeichne die Art — da es etwas unklar ist, was *Nordstedt* unter der forma paulo major verstanden, da ferner der Name major für eine erste Art keinen Sinn hat und ausserdem kein zwingender Grund vorliegt ihn beizubehalten — ihrem ersten Bearbeiter zu Ehren als *D. Nordstedtii*.

*Dicoleon* nov. gen. Filamenta articulata, ramosa, in mucro valde evoluto subhemisphaerico vegetantia et quasi thallum disciformem formantia, ramis repentibus pluricellularibus (et ramis adscendentibus unicellularibus?) praedita. Cellulae arcte in filamenta concreatae et praeterea utriculis (i. e. laminis externis communibus membranarum) brevissimis arctis conjunctae, partim in dorso setigerae. Setae longissimae, vaginis duabus, alterâ longâ tubuliformi, alterâ quae est externa brevissimâ in inferiore parte circumdatae.

*D. Nordstedtii* n. sp. Cellulae 18—29  $\mu$  crassae, partim membranis incrassatis, 1—5  $\mu$  crassis praeditae. Long. vag. ext. 5—7, long. vag. int. 60—80, crass. vag. int. in parte media 4—5, in parte superiore 3  $\mu$ . Diam. thall. 0,2—0,5 mm.

### *Conochaete polytricha.*

*Aphanochaete polytricha* ist von *Nordstedt* zuerst in *Bot. Notiser* 1887, p. 154, dann in *Freshwater Algae etc.*, p. 16 be-

1)  $\delta\iota\varsigma$  zweimal und  $\kappa\omicron\lambda\omicron\varsigma$  Scheide.

schrieben worden. An letzterer Stelle lautet die Diagnose: „Thallus subhemisphaericus in muco involutus, pulvinulum efficiens; ramicatio aegre conspicua cellulis muco mox discretis; cellulae globoso-cuneiformes prominentiis membranae breviter conicis adscendentibus 9—14 (in apice 1—2, ceteris in series 1—2 non regulariter ordinatis) apice in setam elongatam productis obsessae. Diam. cell. cum prom. 20—40  $\mu$ ; diam. pulv. ad 1 mm; long. set. ad 600  $\mu$ .“ Die Art wird von Nordstedt als Vertreterin eines Subgenus *Polychaete* betrachtet, das in De-Toni's Sylloge, p. 180 mit den Worten charakterisirt ist: „cellulae vegetativae setis pluribus in una cellula e processibus dorsalibus egredientibus praeditae.“

Wie ich schon in meiner Beschreibung des *Chaetosphaeridium Pringsheimii* erwähnt habe, ist weder aus der Diagnose noch aus der Abbildung der *Aph. polytricha* zu ersehen, ob die Borsten derselben *coleochaete*-artig sind oder nicht. Hansgirg (Flora 1888, p. 213) begnügt sich mit der unbestimmten Bemerkung, dass „ähnliche *coleochaete*-artige Borsten“ (wie bei dem *Herpocleiron repens* seines *Prodromus*) „auch an *Aphanochaete globosa* und *polytricha*, deren ihm von Dr. O. Nordstedt zugekommene Original-Exemplare er mikroskopisch näher untersuchte, vorhanden“ seien. Es war mir daher sehr willkommen, durch Nordstedt's Liebenswürdigkeit auch von dieser Alge einige Präparate (No. 154, zum Theil ohne Nummern), sowie eine zahlreiche Exemplare enthaltende Röhrenprobe (No. 157), alles von Taupo, Neu-Seeland, 1875 leg. Berggren („in bogs“), zu erhalten.

Dass die Borsten eine wesentlich andere Beschaffenheit haben müssten, wie die von *Chaetosphaeridium globosum*, *Pringsheimii* und *Dicoleon Nordstedtii*, zeigte der erste Blick. Sie erscheinen an den Nordstedt'schen in Glycerin-Gelatine liegenden Präparaten, sowie auch in Glycerin als sehr schwach lichtbrechende, fast homogene, in einen Faden auslaufende Kegel auf der gleichfalls schwer wahrnehmbaren Membran, ohne jede Spur einer Scheide. Etwas mehr sieht man beim Einlegen in Wasser. Ueber ihren feineren Bau belehrte jedoch erst die Färbung der Objecte. Hämatoxylin tingirt die Kegel leicht und stark, und nach dem Auswaschen mit angesäuertem Wasser wurden klare Bilder erhalten, wenn die Objecte nachher in Glycerin oder nach der von mir früher beschriebenen Methode (*Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik*,

XXIV, 1892, p. 239) mittels Phenol und Creosot in Canadabalsam gebracht wurden. Noch deutlicher wurde die Structur der Borsten durch Bismarckbraun, doch ist diese Färbung leider in Glycerin, Kaliumacetat oder Chlorcalcium nicht haltbar, weshalb ich versuchen musste, die so gefärbten Präparate einfach in Wasser einzuschliessen. Die Färbung, namentlich die mit Bismarckbraun, lässt zunächst die eigentliche Borste sehr deutlich hervortreten (Fig. 15 und 16). Dieselbe ist ca.  $1,5 \mu$  dick, hat ein deutliches Lumen, und ihre Wand ist aussen noch von einer sehr zarten, fast farblos bleibenden Hülle umgeben. Sie ist auch innerhalb des kegelförmigen Auswuchses deutlich wahrzunehmen; am Grunde desselben erweitert sie sich plötzlich trompetenförmig, und ihre Membran dürfte dann in die innere Zellwandschicht übergehen. Indessen spricht die directe Beobachtung nicht gerade dafür; der trompetenförmig erweiterte Theil scheint vielmehr mit einem ziemlich scharf begrenzten Rande abzuschliessen. Auch mit Chlorzinkjod war keine bessere Anschauung zu gewinnen; dieses Reagens färbte zwar die Innenwand der Borste, aber auch den kegelförmigen Grund derselben und die ganze Zellwand ziemlich stark, so dass die innere Wandschicht nicht deutlich hervortrat.

Ferner geben die gefärbten Präparate über den Bau der den Borstengrund umhüllenden kegelförmigen Masse Aufschluss. Diese wird nämlich von einer äusseren dünnen Membranschicht gebildet, die sich am Grunde der Borsten plötzlich verdickt und sich zugleich in eine Menge undeutlicher Lamellen aufblättert. Letztere umgeben, gewissermassen wie eine Reihe von Scheiden, den Borstengrund; die inneren sind länger, während die äusseren immer kürzer werden. Wenn also die Borsten von *Aph. polytricha* auch eine Art Scheide besitzen, so ist deren Bau doch ganz erheblich abweichend von dem der Scheiden der im Voraufgehenden beschriebenen Algen; ein Analogon findet derselbe dagegen bei *Acrochaete*, deren Borstenumhüllung nach Huber (a. a. O., p. 8 und Fig. 3) in ganz ähnlicher Weise aufgeblättert ist.

Ueber die Entwicklung der Borsten konnte ich nur wenige Beobachtungen machen. Nicht selten sah ich kurze, kegelförmige Fortsätze der Zellwand, die keine Borste trugen, sondern an der Spitze abgerundet waren (Fig. 15 und 16). Genauere Untersuchung zeigte darin eine ganz kurze Borste, die am Ende etwas angeschwollen

war, von der an der Spitze noch nicht durchbrochenen Wandmasse des Kegels noch bedeckt. Dies scheinen junge Stadien zu sein. Dass die aufgeblätterte Hülle auch hier, wie es Huber für *Acrochaete* angiebt, erst die Folge eines wiederholten Abbrechens und Neuauswachsens der Borste sei, glaube ich nach den gewonnenen Bildern nicht, und in dieser Meinung bestärkt mich der ephemere Charakter, den, wie ich gleich zeigen werde, die Borsten dieser Alge besitzen.

Nachdem nämlich das Protoplasma einer Zelle in zwei Tochterzellen zerfallen ist, bilden sich um diese herum eigene Membranen aus, und während die Tochterzellen wachsen, wird die alte mit den Borsten versehene Membran allmählich gedehnt oder auch zersprengt. Man findet daher sehr häufig zwei junge Zellen innerhalb der alten Membran, oder 2—4 Zellen, die durch Reste der Mutterzellwand in Verbindung geblieben sind. Mit diesen Membranresten zugleich werden aber auch die Borsten abgestossen. Daher besitzt fast regelmässig jede Zelle oder Zellgruppe eine Anzahl Borsten, die nicht mehr mit der eigentlichen Zellwand in Verbindung stehen, sondern mit einem Rest der Membran, aus welcher sie entsprangen, der Zelle äusserlich anhaften (Fig. 15 und 16), und sehr häufig bemerkt man auch in den äusseren Theilen der Gallerthülle eine Anzahl von freigewordenen Borsten mit sammt ihrem verdickten Grunde, was namentlich an gefärbten Präparaten einen eigenthümlichen Anblick gewährt.

Die Zelltheilungsweise hat, soweit sich dies aus dem nicht mehr lebenden Material erschliessen lässt, mit der von *Chaetosphaeridium* wenig gemeinsam. Die Theilungsebene scheint gewöhnlich senkrecht zur Gallertoberfläche orientirt zu sein, nicht parallel derselben, wie bei *Ch. globosum*; die Tochterzellen liegen also neben, nicht über einander. Sie bleiben, durch die Mutterzellwand eingehüllt, zunächst bei einander und werden erst allmählich durch Gallerte oder auch durch Neubildung von Borsten etwas von einander getrennt. Wenn sie sich abermals theilen, pflegt die neue Theilungsebene etwa senkrecht zu der vorigen zu stehen. Dabei geht gewöhnlich eine der Schwesterzellen in der Theilung voran, denn man findet häufig eine ungetheilte und eine getheilte Zelle nebeneinander liegen (Fig. 16), seltener zwei getheilte Zellen (Fig. 15). Mehr als vier sieht man nur selten in engerem Zusammenhange. Ueber-

haupt kann von einer Ausbildung von Fäden oder von Zweigsystemen, wie sie bei den typischen Chaetophoreen, sowie bei *Dicoleon Nordstedtii* und selbst bei *Chaetosphaeridium Pringsheimii* vorhanden ist, bei *Aph. polytricha* nicht die Rede sein. Die Zellen werden, wie schon Nordstedt angiebt, bald durch Gallert getrennt und bilden dann unregelmässige Gruppen, die, in ihrer Gesamtheit zu einer Art Hohlkugel<sup>1)</sup> angeordnet, innerhalb der meist kugeligen Gallert liegen, ihre Borsten, die nur an der Innenseite fehlen, strahlenförmig aus der letzteren hervorstreckend. Die Gallerte im Innern der Zellengruppen, an deren Bildung sich die abgestossenen Membranthteile zu betheiligen scheinen, ist allerdings nicht ohne Structur. Bei starker Färbung mit Haematoxylin kann man Züge darin erkennen, welche die Zellen verbinden. Aber dieselben sind so wirr und in ihrem Verlaufe undeutlich, dass es unmöglich ist, daraus ein irgendwie gesetzmässiges Verzweigungssystem zu construiren. Es scheint mir danach, dass diese Alge ihren Platz im System mit Unrecht unter den Chaetophoreen erhalten hat und dass sie wohl richtiger zu den Palmellaceen (*De-Toni, Sylloge*, p. 559) gebracht werden müsste. Auf alle Fälle stellt sie einen Uebergang zu dieser Familie dar, vorausgesetzt natürlich, dass es sich in dem mir vorliegenden Material um den normalen Vegetationszustand der Alge handelt, woran zu zweifeln indessen keine Veranlassung vorhanden ist.

Da, wie aus den weiter oben stehenden Erörterungen hervorgeht, der Gattungsname *Aphanochaete* dieser Alge nicht verbleiben kann, so wäre die Frage zu erwägen, ob es sich empfiehlt, Nordstedt's Subgenus *Polychaete* zum Genus zu erheben. Indessen würde die Verbindung *Polychaete polytricha* erstens einen *Pleonasmus* bilden, und zweitens sind schon folgende ähnlich klingende Namen vorhanden<sup>2)</sup>:

*Polychaeta* Jaub. et Spach. 1852 subgenus *Pulicariae*.

*Polychaete* Endl. 1838 sectio *Steviae*.

*Polychaetia* Tausch 1828 sectio *Tolpidis*.

*Polychaetia* Lessing 1832 nov. gen. — Wird von Bentham

1) Viele Exemplare sind jedenfalls deutlich kugelig entwickelt, nicht, wie Nordstedt angiebt, bloss halbkugelig.

2) Nach Pfeiffer, *Nomenclator botanicus*, Cassel 1874, p. 789.

et Hooker, Genera plantarum, Vol. II, pars I, p. 326, zu *Nestlera* Spreng. gestellt.

*Polychaeton* Pers. 1822. — Wird von O. Kuntze, Revisio gen. plant., pars I, p. 13 für die Pilzgattung *Capnodium* reclamirt („*Polychaeton* § Pers. 1822 [*Fumago* §] Lév. ut genus = *Capnodium* Mont. 1848 non Moehring 1736“).

Es ist jedoch, wie auch Ascherson<sup>1)</sup> sagt, die Neubildung ähnlich klingender Gattungsnamen nicht empfehlenswerth. Ich schlage daher vor, die neue Gattung wegen des kegelförmigen Borstengrundes *Conochaete* zu nennen. Der Name *Polychaete* Nordst. (1888) kann dagegen in Nordstedt's Sinne<sup>2)</sup> als Subgenus von *Aphanochaete* A. Br. beibehalten werden, für den Fall, dass solche Arten dieser Gattung nachgewiesen werden, die regelmässig mehrere Haare auf einer Zelle tragen; mit diesem Subgenus ist De-Toni's<sup>3)</sup> Subgenus *Polychaetella* (1889) synonym. Ueber die noch zweifelhafte Existenz solcher Arten vergleiche man den letzten Abschnitt dieser Arbeit<sup>4)</sup>.

*Conochaete* nov. gen. Cellulae in filamenta non conjunctae, in muco valde evoluto, subgloboso vel subhemisphaerico vegetantes; cellulae filiae post divisionem membranis cellulae matris extensis inclusae, sed mox muco separatae. Membranae in setas plures, longissimas, caducas, vaginâ conicâ gelatinosâ in basi praeditas productae.

*C. polytricha* (Nordstedt). Cellulae in pulvinum globosum vel subglobosum, muco involutum, setas radiatim undique emittentem dispositae, globoso-cuneiformes, membranâ setis impositis quasi stellatâ praeditae. Setae longissimae, vaginâ spuria, gelatinosâ, breviter conicâ, in lamellas aegre conspicuas dissolutâ in basi circumdatae. Diam. cell. sine prominent. 10—16,

1) Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch., X, 1892, p. 332 zu Vorschlag III zur Ergänzung der Lois de la nomenclature (Aehnlich klingende Gattungsnamen sind beizubehalten): „Allerdings möchte es empfehlenswerth sein, für die Zukunft die Bildung neuer Namen zu vermeiden, welche vorhandenen so ähnlich klingen, wie die angeführten Beispiele.“

2) *Aphanochaete* A. Braun, Subgenus II *Polychaete* „setis pluribus e processibus cellularum egredientibus“ Nordstedt, Freshwater Algae, p. 15.

3) Sylloge Algarum I, p. 181.

4) Das Subgenus, zu welchem *Aph. repens* A. Br. zu stellen ist, würde natürlich den Namen *Euaphanochaete* (Nordst.) behalten.

long. vag. 9—13, crass. vag. ad bas. 6—7, ad apic. 2, crass. membr. 1,5—2,5, crass. set. 1,5  $\mu$ . Diam. pulv. 0,2—0,5 mm.

### *Conochaete comosa.*

Zugleich mit *Conochaete polytricha* kommt in dem Material von Taupo in vereinzeltten Exemplaren noch eine weitere, dieser sehr ähnliche Alge vor. Dieselbe ist auch in einigen der Nordstedt'schen Präparate enthalten und scheint von Nordstedt übersehen oder für *Conochaete polytricha* gehalten zu sein. Während sie letzterer allerdings bei flüchtiger Betrachtung sehr ähnelt, ist sie doch auffällig davon verschieden und, wenn man beide neben einander gesehen hat, nicht mehr damit zu verwechseln.

Wie *Conochaete polytricha*, lebt auch diese Alge (Fig. 17 und 18) in einer stark entwickelten Gallerte von ca. 0,2—0,5 mm Durchmesser, und ihre Zellen sind auch, wie bei jener, seitlich und oben mit einer Anzahl von Borsten bedeckt, deren unterer kegelförmig verdickter Theil eine gallertartige Beschaffenheit zu haben scheint, schwach lichtbrechend ist und einige Farbstoffe (Haematoxylin, Bismarckbraun) stark aufspeichert. Auch die Zelltheilung erfolgt, soweit das spärliche Material dies beurtheilen lässt, in ähnlicher Weise, wie bei *Conochaete polytricha*. Von letzterer unterscheidet sich diese Alge aber durch folgende Eigenthümlichkeiten: Erstens hat der Thallus eine ausgeprägte Ober- und Unterseite, indem die Borsten ziemlich alle nach derselben Richtung gebogen sind. Dann sind die Zellen durchweg grösser (22—26  $\mu$  Durchmesser), dabei dichter, fast zu einer Scheibe, gedrängt, von mehr runder Form und mit dickerer Membran (2—8  $\mu$ ) versehen. Ferner ist der kegelförmige Theil, welcher die Borsten umgiebt, am Grunde etwas breiter (6—8  $\mu$ ) und ausserdem fast 3 mal so lang wie bei *Conochaete polytricha* (31—35  $\mu$ ). Endlich ist auch der Bau des Borstengrundes ein anderer. Während der untere Theil der eigentlichen Borste dieselbe Beschaffenheit besitzt, wie bei *C. polytricha*, ist die Umhüllung desselben dadurch verschieden, dass sie in keiner Weise aufgeblättert erscheint, sondern eine zwar anscheinend gallertartige, aber völlig homogene und scharf begrenzte Scheide bildet, die sich nach oben zu stark, aber ganz allmählich verjüngt (Fig. 18).

Einen sehr eigenthümlichen Anblick gewährt diese Alge von der Oberseite, da die zahlreichen Borstenscheiden den Thallus wie ein dichtes Haarkleid bedecken. Dies tritt besonders bei Haematoxylinfärbung hervor, indem alsdann unter den stark gefärbten Borstenscheiden die sie tragenden, schwächer gefärbten Zellen kaum sichtbar sind.

Ob es gerechtfertigt ist, diese Alge mit der vorigen in dieselbe Gattung zu stellen, lässt sich bei der geringen Kenntniss derselben und namentlich wegen der abweichenden Beschaffenheit der Borsten, nicht endgültig entscheiden. Indessen sind die Aehnlichkeiten beider doch so gross, namentlich wenn man sie ohne Anwendung von Reagentien untersucht, dass ich vorläufig die Einordnung der letzteren in die Gattung *Conochaete* für das richtigste halte. Die Art mag nach der auffälligen Behaarung als *C. comosa* bezeichnet werden.

*Conochaete comosa* n. sp. Cellulae in pulvinum sub-hemisphaericum vel disciformem, muco involutum, setas dense aggregatas sursum emittentem dispositae, globosae, membranâ crassâ setas sursum versas gerente praeditae. Setae longissimae, vaginâ verâ, elongato-conicâ, gelatinosâ, integrâ in basi circumdatae. Diam. cell. 22—26, long. vag. 31—35, crass. vag. ad bas. 6,5—8, ad apic. 2,5, crass. membr. 2—8, crass. set. 1,5—2  $\mu$ . Diam. pulv. 0,2—0,5 mm.

### Zweifelhafte Arten.

Um auch *Aphanochaete vermiculoides* Wolle, über deren Borsten nichts Genaueres bekannt ist, näher kennen zu lernen, wandte ich mich an den Autor, Rev. Francis Wolle in Bethlehem Pa., U. S. A., erhielt aber bald darauf von dessen Sohne, Herrn Hartley C. Wolle, die Nachricht, dass Herr Fr. Wolle am 10. Febr., etwa 8 Tage vor dem Eintreffen meines Briefes, gestorben sei. Auf meine Bitte hat Herr Hartley C. Wolle sich wiederholt bemüht, im Nachlasse seines Vaters Exemplare dieser Alge zu finden, aber leider bislang ohne Erfolg.

Die drei weiteren *Herposteiron*-Arten sind sämmtlich von Hansgirg aufgestellt worden; da ich aus naheliegenden Gründen



nicht im Stande bin, dieselben selbst zu untersuchen, so beschränke ich mich auf ein Paar nothwendige Bemerkungen.

*Herpoteiron polychaete* hat nach Hansgirg auf jeder Zelle 2—6 Haare (nur selten eines oder keines), die nach Prodromus p. 258 „ungegliedert“, nach Flora 1888, p. 214 aber „am unteren (nicht selten auch am oberen) Theile deutlich gegliedert“<sup>1)</sup> und durch eine horizontale Scheidewand von der Tragzelle abgetrennt sind. Welche der beiden verschiedenen Angaben ist die zuverlässigere? Wäre die erste richtig und sollte es an der zweiten Stelle vielleicht „undeutlich gegliedert“ heissen, so könnte *H. polychaete* in die Gattung *Aphanochaete* A. Br. gestellt werden. Es wäre dann zu entscheiden, ob die Zahl der Haare und etwaige sonstige Merkmale einen genügenden specifischen Unterschied gegen *A. repens* A. Br. begründen, bei der (Huber, p. 7) gelegentlich auch zwei oder mehrere Haare auf einer Zelle vorkommen. Ist aber die zweite Angabe richtig, sind also wirklich vielzellige Haare wie die von *Chaetophora* oder *Stigeoclonium* vorhanden, so kann *H. polychaete* nicht in der Gattung *Aphanochaete* A. Br. bleiben. Nach einer Fussnote Flora 1888, p. 215 sieht Hansgirg die *Herpoteiron*-Arten auf Grund seiner „entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen“ für gewisse Entwicklungszustände einiger *Chaetophora*- und *Stigeoclonium*-Arten an. Ist das mehr als eine Hypothese, so kann man nur bedauern, dass Hansgirg immer wieder neue Arten aufstellt und nicht lieber einen Bericht über seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen giebt.

*Herpoteiron globiferum* hat, wie Hansgirg (p. 95) angiebt und wie auch ein Theil seiner Abbildungen wenigstens vermuthen lässt, vielzellige Haare. Die Beziehungen zu *Aphanochaete* A. Br. sind also ebenso zweifelhaft, wie bei der vorigen Art. Trotzdem und obgleich der Thallus frei schwimmend, nicht kriechend, ist und der Schwärmsporenbildung ein *Protococcus*-Zustand vorausgeht, soll *H. globiferum* dem *H. confervicola* Näg. (d. h. *Aph. repens* A. Br.) am nächsten stehen.

---

1) Später ist an derselben Stelle noch einmal ausdrücklich von „den untersten“ und von „den obersten Zellen“ der Borsten die Rede.

Auch *Herposteiron hyalothecae* Hansgirg soll *H. confervicola* am nächsten stehen. Ob die Haare gegliedert sind oder nicht, verschweigt die Beschreibung.

Die drei zuletzt besprochenen Hansgirg'schen Arten sind also vorläufig als *species dubiae* zu bezeichnen. Genauere Untersuchung wird zu lehren haben, ob sie überhaupt selbstständige Arten, oder ob sie nur Entwicklungsstadien anderer Chaetophoreen sind, wie Hansgirg ja selbst vermuthet. Mit *Aphanochaete* A. Braun haben die beiden ersten, falls Hansgirg's Angaben über die Haare richtig sind, sicher nichts zu thun; über die letzte lässt sich kein Urtheil fällen.

Bremen, im März 1893.

---

### Nachträgliche Zusätze.

1. Vor der Zurücksendung des von Dr. Nordstedt erhaltenen Materials (nach Fertigstellung des Manuscripts) nahm ich eine nochmalige Revision der Röhrenprobe 1, Lake Pearson, vor, in der ich bis dahin vergeblich gesucht hatte, und fand nun ein einziges kleines Exemplar von *Ch. Pringsheimii* f. *conferta*, der Zellwand einer *Nitella* aufsitzend. Nordstedt scheint danach besonders die f. *conferta* unter seiner forma paulo minor verstanden zu haben. Zur Beibehaltung der von mir gewählten Nomenclatur vergl. besonders p. 281—282, ferner p. 296, 299—303, 310.

2. In dem mittlerweile erschienenen II. Theile von Hansgirg's Prodrömus wird ein Theil der oben behandelten Algen abermals besprochen. Von *Herposteiron polychaete* ist p. 218 eine Abbildung gegeben, welche, falls die Darstellung der Querwände richtig ist, beweist, dass diese Alge mit *Aphanochaete* A. Br. nichts zu thun hat. Die von Hansgirg „*Aphanochaete* Berth.“ genannte Alge ist wieder nicht abgebildet. Im Uebrigen machen die Aenderungen des Verfassers Aenderungen oder Zusätze zu meinen vorstehenden Betrachtungen in keiner Weise nöthig.

---

## Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Zeichnungen sind mittels der Camera lucida entworfen. Hinsichtlich der Grössenverhältnisse sind Fig. 1—4, 9, 10, 14—16 und 18 einerseits, Fig. 5—8, 11—13 und 17 andererseits direct vergleichbar.

### Tafel XIV.

#### *Aphanochaete repens* A. Braun.

Fig. 1—4. Ein- und zweizellige Pflanzen mit Entwicklungsstadien der Haare.  $\frac{824}{1}$ .

#### *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.).

Fig. 5. Forma typica von Hawaii. Mit Fortlassung zweier Zellen und Umlegung einer dritten nach einem Originalpräparate von Nordstedt.  $\frac{354}{1}$ .

#### Fig 6—10. Forma incrassata von Neu-Seeland.

Fig. 6. Zellengruppe unter der Gallertoberfläche.  $\frac{354}{1}$ .

Fig. 7—8. Einzelne Zellen mit besonders auffälliger Verdickung der Zellwand; die eine mit zwei Borstenscheiden.  $\frac{354}{1}$ .

Fig. 9—10. Zellengruppen, welche die Zelltheilung und die Verbindungsschläuche zeigen.  $\frac{824}{1}$ .

#### *Chaetosphaeridium Pringsheimii* Kleb.

Fig. 11. Forma conferta, einer Fadenalge aufsitzend. Die Verbindungsschläuche sind nicht sichtbar. (Diese Art besitzt keine Gallerthülle.)  $\frac{354}{1}$ .

#### *Dicoleon Nordstedtii* n. g. et n. sp.

Fig. 12. Theil eines Thallus, von der Unterseite gesehen. Die Gallerthülle ist angedeutet. Zu w vergl. p. 309, Zeile 6 ff.  $\frac{354}{1}$ .

Fig. 13. Ein Fadenendstück, etwas seitlich von der Oberseite gesehen.  $\frac{354}{1}$ .

Fig. 14. Eine borstentragende Zelle, die zwei die Borste einschliessenden Scheiden zeigend.  $\frac{824}{1}$ .

*Conochaete polytricha* (Nordst.).

- Fig. 15—16. Gruppen von 3—4 Zellen aus einer zerdrückten Gallert.  $\frac{824}{1}$ .

Diese sowie die beiden folgenden Zeichnungen sind nach gefärbten Präparaten entworfen und zeigen daher die Borstenkegel deutlicher und dunkler als ungefärbtes Material. Gewöhnlich sind auch aus der Zeichenebene heraustretende Borsten vorhanden; diese sind in den Figuren nicht mit zur Darstellung gekommen.

*Conochaete comosa* n. sp.

- Fig. 17. Zellengruppe aus einer zerdrückten Gallert, letztere nicht mit dargestellt.  $\frac{354}{1}$ .

- Fig. 18. Eine einzelne, nur zwei Borsten tragende Zelle.  $\frac{824}{1}$ .
-



# Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band XXV.

	Seite
<b>Hermann Vöchting.</b> Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Mit Tafel VIII—X . . . . .	149
<b>I. Theil</b> . . . . .	156
<b>A. Zygomorphe Formen</b> . . . . .	157
<i>Mimulus Tilingi</i> Rgl. . . . .	157
<i>Linaria spuria</i> Mill. . . . .	166
<i>Linaria Elatine</i> Mill. . . . .	170
<i>Lamium</i> . . . . .	171
<i>Ajuga reptans</i> L. . . . .	173
<i>Lobelia Erinus</i> L. . . . .	173
<i>Veronica Buxbaumii</i> Ten. . . . .	173
<i>Viola odorata</i> L. . . . .	174
<i>Tropaeolum majus</i> L. . . . .	177
<i>Impatiens parviflora</i> DC. . . . .	179
<i>Lopezia coronata</i> Andr. . . . .	180
<b>B. Actinomorpe Formen</b> . . . . .	180
<i>Stellaria media</i> Vill. . . . .	180
<i>Malva vulgaris</i> Fr. . . . .	182
<i>Melandryum album</i> Greke. . . . .	183
<i>Silene noctiflora</i> L. . . . .	184
<i>Petunia violacea</i> Lindl. form. . . . .	185
Rückblick und Schlussbetrachtung . . . . .	185
<b>II. Theil</b> . . . . .	190
Nachschrift . . . . .	203
Figuren-Erklärung . . . . .	205

	Seite
<b>Heinrich Walliczek. Studien über die Membranschleime vegetativer Organe.</b>	
Mit Tafel XI—XIII . . . . .	209
Einleitung. Ueber das Vorkommen von Schleim im Pflanzenreich . .	209
I. Allgemeines über Membranschleime . . . . .	217
II. Reactionen der Schleimmembran . . . . .	224
III. Präparations-Methoden . . . . .	226
IV. Die Schleimepidermen bei Blättern . . . . .	227
Erster Typus . . . . .	229
<i>Cornus mas</i> L. . . . .	229
<i>Quercus pedunculata</i> Ehrh. . . . .	230
<i>Acer pseudoplatanus</i> L. . . . .	230
<i>Malva vulgaris</i> L. . . . .	230
<i>Althaea officinalis</i> L. . . . .	230
<i>Althaea rosea</i> Cav. . . . .	231
Zweiter Typus . . . . .	231
<i>Tilia grandifolia</i> Ehrh. . . . .	231
Cassia-Arten . . . . .	234
<i>Cassia angustifolia</i> Vahl. (Fol. <i>sennae</i> Tinnevely) . . . .	234
<i>Cassia lentiva</i> Bisch. . . . .	235
<i>Cassia obovata</i> Collad. . . . .	235
<i>Alnus glutinosa</i> Gaertner . . . . .	236
<i>Corylus Avellana</i> L. . . . .	236
<i>Arbutus Unedo</i> . . . . .	237
Dritter Typus . . . . .	238
<i>Salix alba</i> L. . . . .	238
Vierter Typus . . . . .	239
<i>Barosma vulgaris</i> . . . . .	239
<i>Barosma betulina</i> . . . . .	242
<i>Barosma crenata</i> . . . . .	243
<i>Barosma crenulata</i> . . . . .	244
<i>Barosma serratifolia</i> . . . . .	244
V. Zellen mit Schleimmembranen innerhalb des Gewebes vegetativer	
Organe . . . . .	246
<i>Tilia grandifolia</i> Ehrh. . . . .	247
Verbreitung der Schleimzellen, ihre Anzahl und Grösse . . . .	252
<i>Tilia parvifolia</i> Ehrh., <i>T. americana</i> , <i>T. argentea</i> . . . .	253
<i>Sparmannia africana</i> . . . . .	253
<i>Hibiscus syriacus</i> . . . . .	254
<i>Theobroma cacao</i> L. . . . .	254
<i>Althaea officinalis</i> L. . . . .	255
<i>Althaea rosea</i> Cav. . . . .	260
<i>Althaea taurinensis</i> . . . . .	260
<i>Rhamnus Frangula</i> L. . . . .	260

	Seite
Cacteen . . . . .	262
Epiphyllum truncatum Haw. . . . .	262
Epiphyllum speciosum . . . . .	265
Epiphyllum Russellianum Hook. . . . .	265
Cereus grandiflorus Haw. . . . .	265
Echinopsis Eyriesii Zucc. . . . .	266
Echinops multiplex . . . . .	266
Mammillaria densa . . . . .	266
Opuntia Tuna . . . . .	267
VI. Physiologische Bedeutung der Pflanzenschleime im Allgemeinen und der Membranschleime im Besonderen . . . . .	269
Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse . . . . .	274
Figuren-Erklärung . . . . .	276
<b>Dr. H. Klebahn. Zur Kritik einiger Algengattungen. Mit Tafel XIV .</b>	<b>278</b>
Aphanochaete repens . . . . .	279
Chaetosphaeridium globosum und Pringsheimii . . . . .	295
Nordstedtia globosa . . . . .	307
Dicoleon Nordstedtii . . . . .	307
Conochaete polytricha . . . . .	310
Conochaete comosa . . . . .	316
Zweifelhafte Arten . . . . .	317
Aphanochaete vermiculoides Wolle . . . . .	317
Herposteiron polychaete . . . . .	318
Herposteiron globiferum . . . . .	318
Herposteiron hyalothecae Hansgirg . . . . .	319
Nachträgliche Zusätze . . . . .	319
Erklärung der Abbildungen . . . . .	320



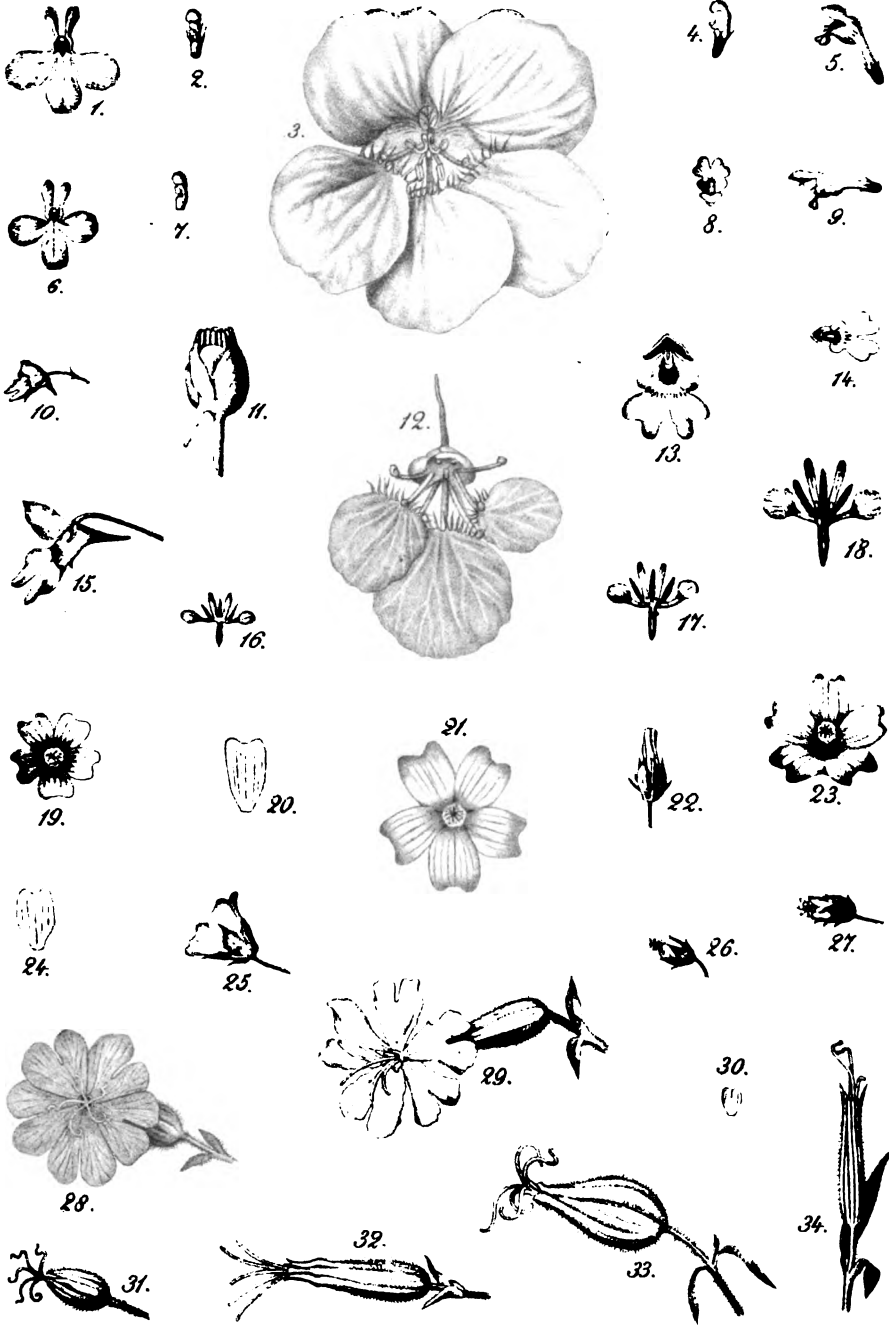




*Baumann et Vöchting del.*

*Lith. von Baumann.*

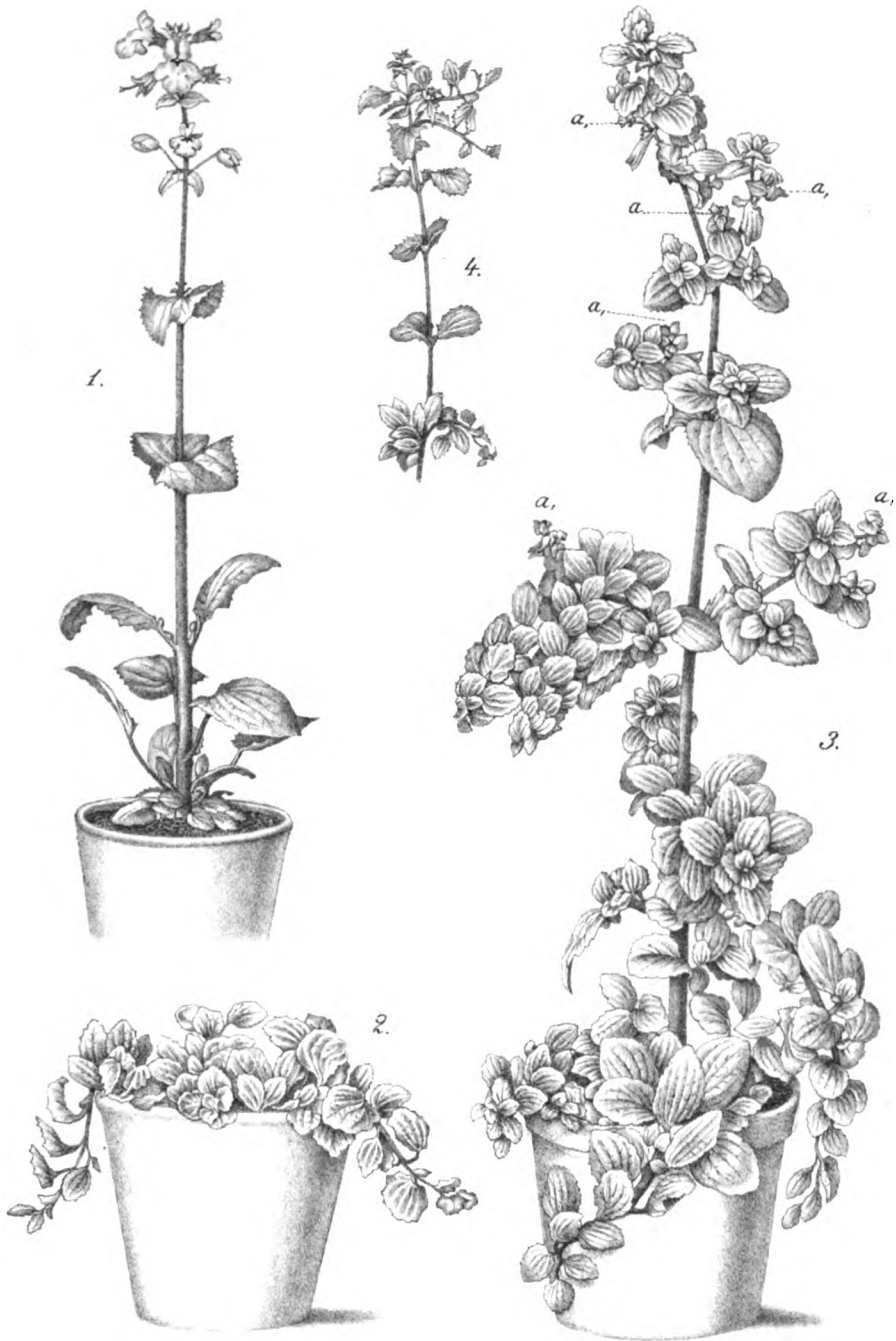




*Baumann et Vöchting del.*

*Lith. von Baumann.*

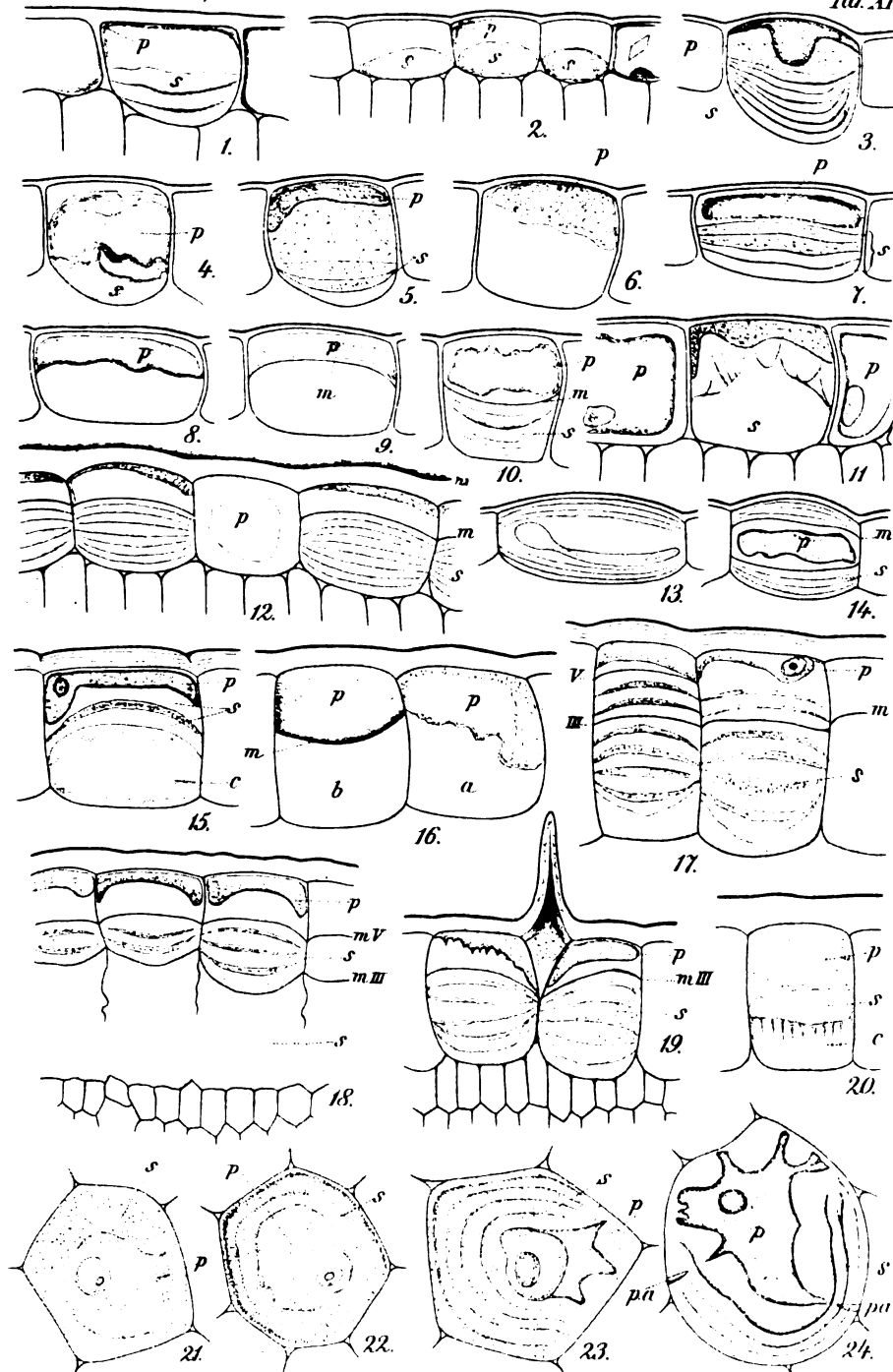




*Baumann et Vöchting del.*

*Lith. von Baumann.*



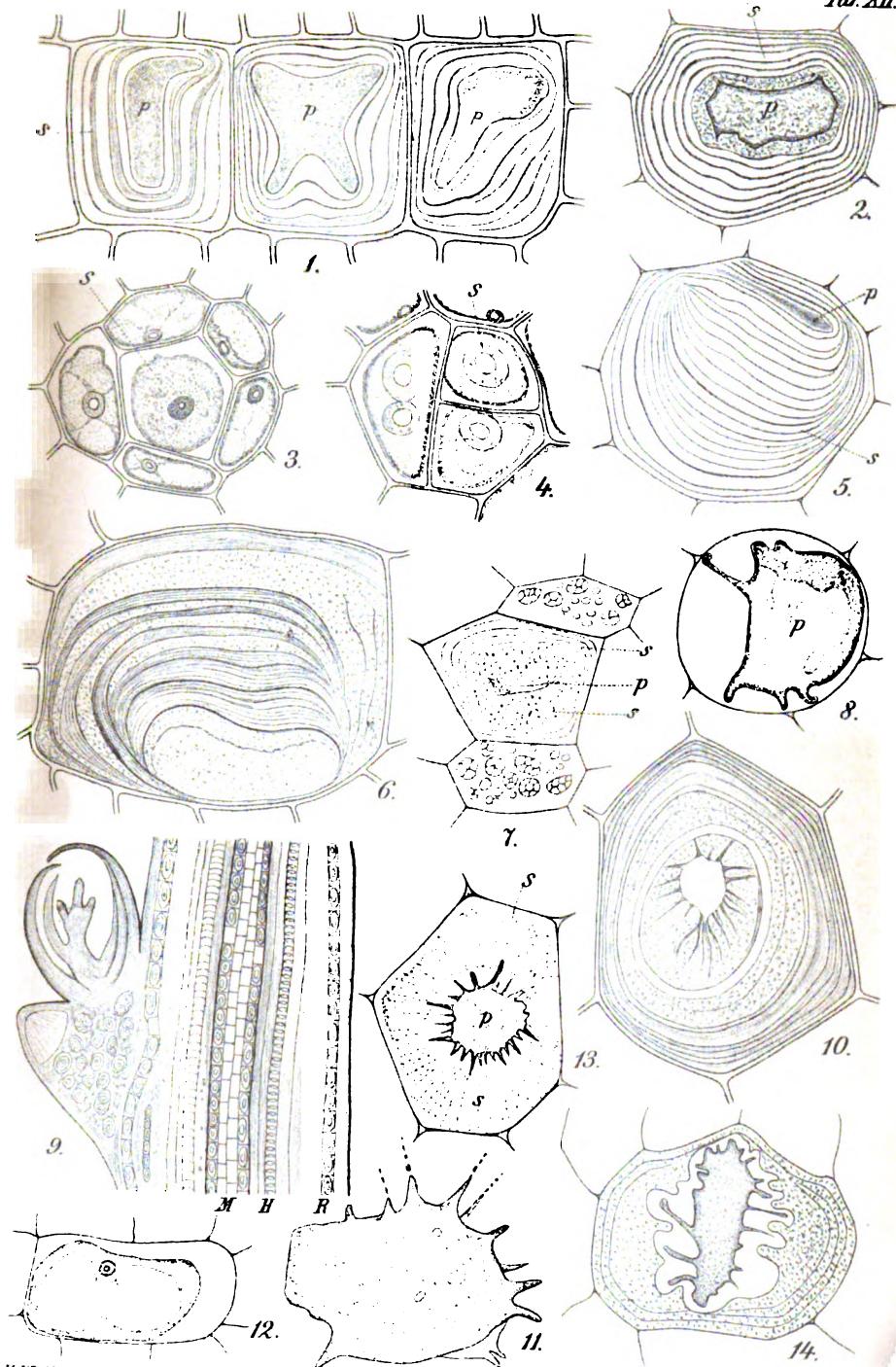


H. Walliczek, gex.

C. Lauer lith.



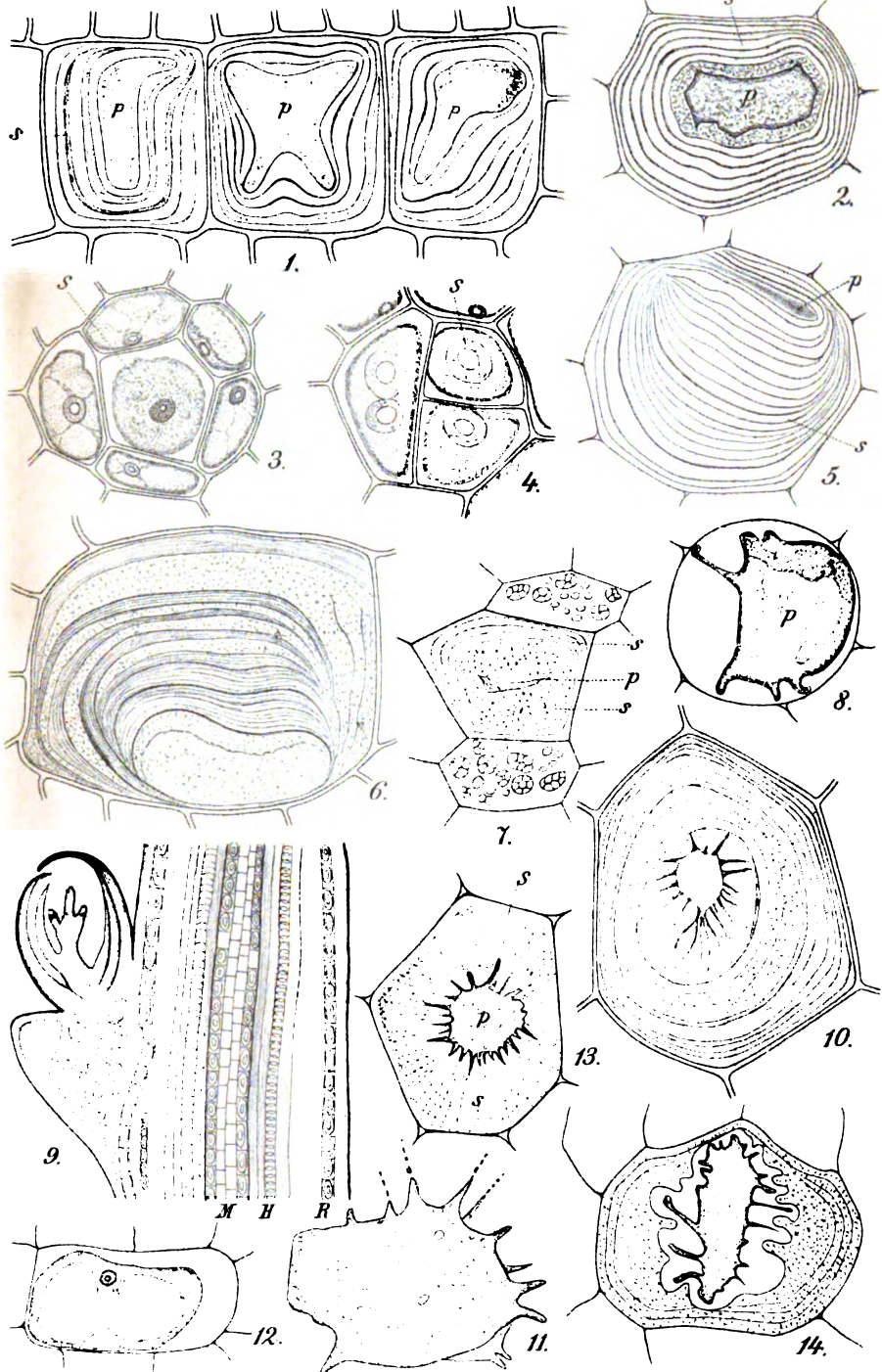




*H. Wallicke, ges.*

*C. Lane lith.*

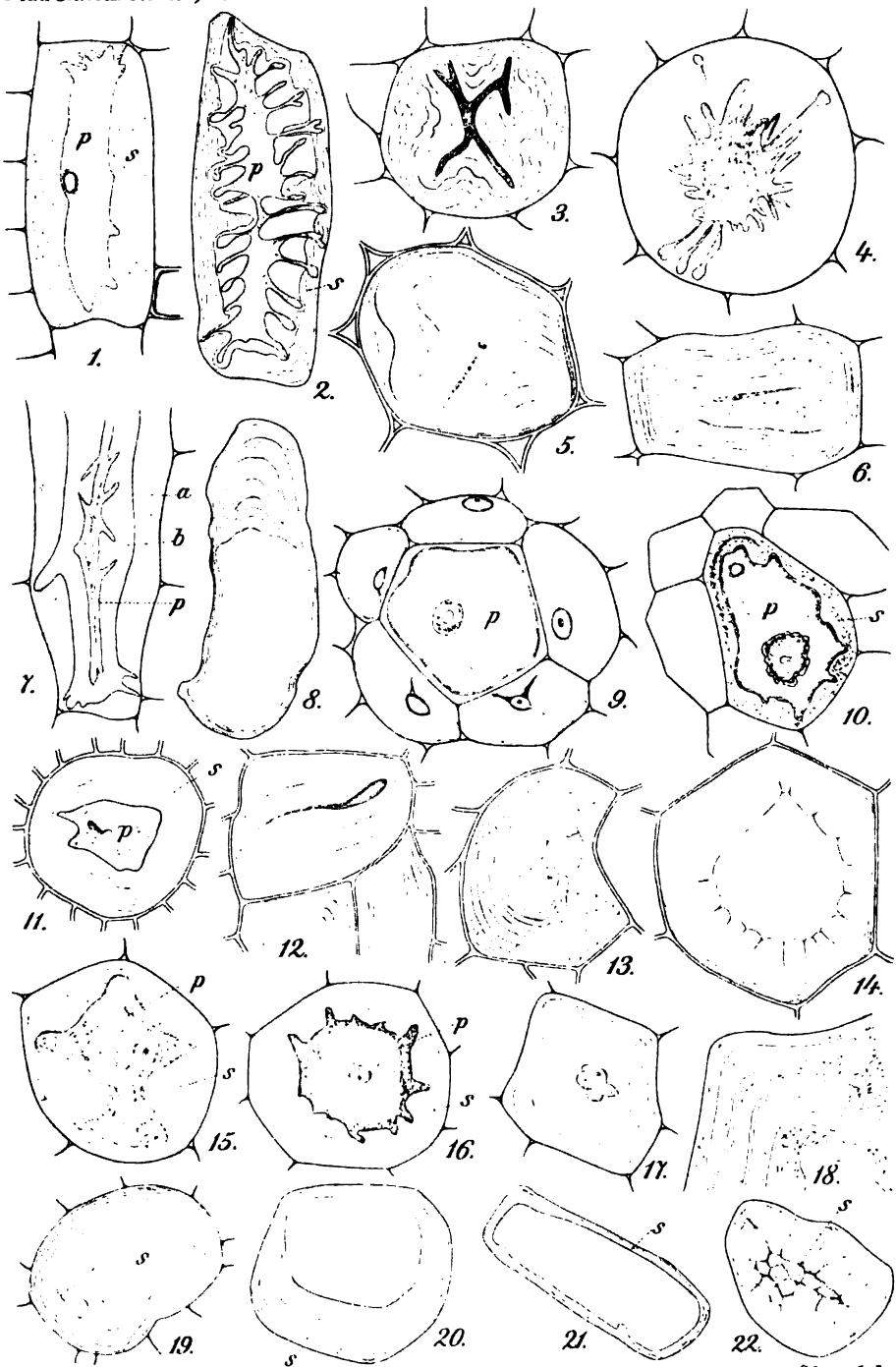




H. Wulliczek, vex.

C. L. aus lith.

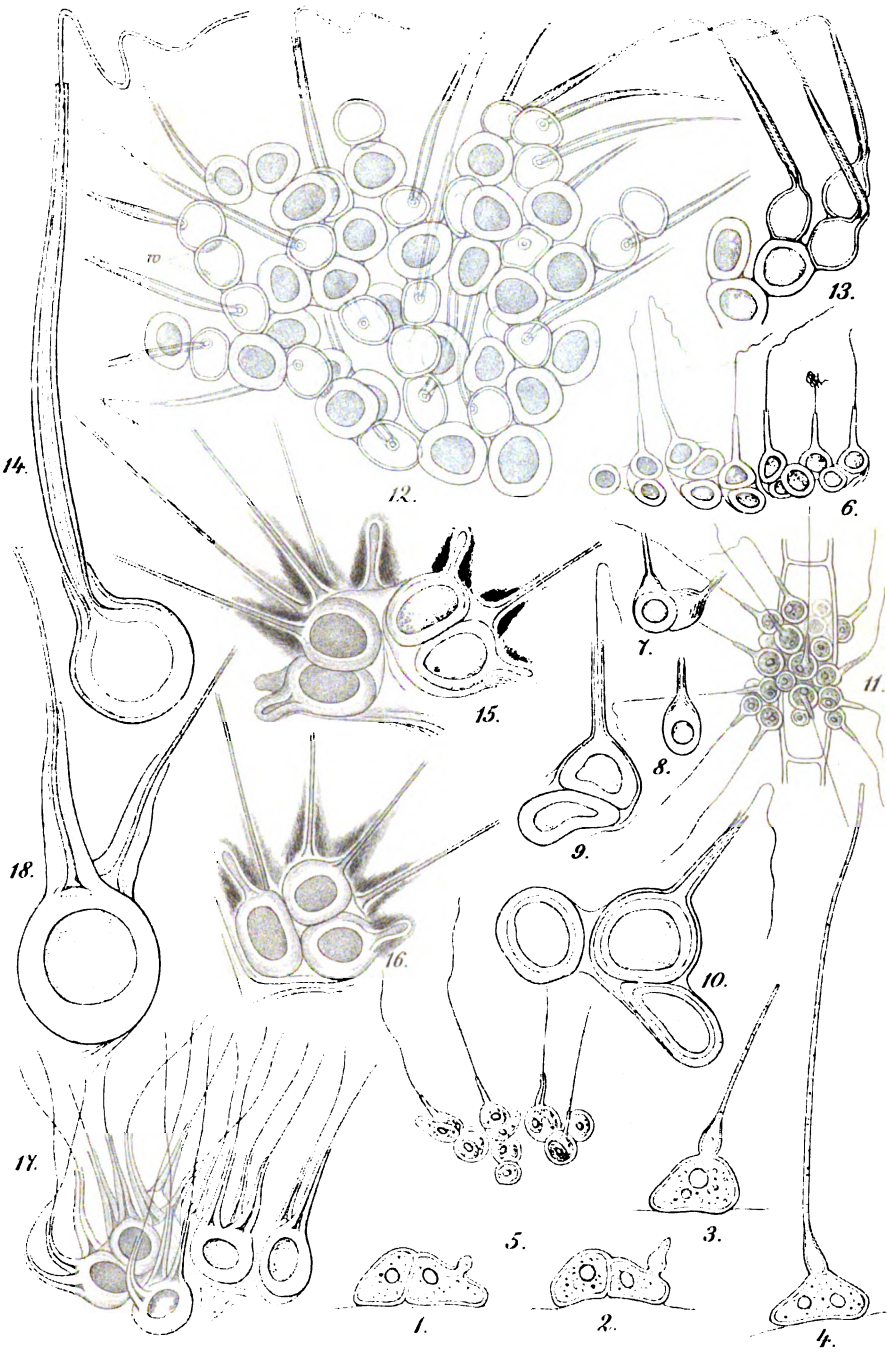




*H. Walliczek gez.*

*C. Lame lith.*





*H. Klebahn ad nat. del.*

*C. Lause lith.*





## Inhalt des vorliegenden 2. Heftes, Band XXV.

---

	Seite
<b>Hermann Vöchting.</b> Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Mit Tafel VIII—X . . . . .	149
<b>Heinrich Walliczek.</b> Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Mit Tafel XI—XIII . . . . .	209
<b>Dr. H. Klebahn.</b> Zur Kritik einiger Algengattungen. Mit Tafel XIV . . . . .	278

---

## Inhalt des vorhergehenden Heftes 1, Band XXV.

---

	Seite
<b>Anton Amm.</b> Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen. Mit Tafel I und II . . . . .	1
<b>Wilhelm Spatzler.</b> Ueber das Auftreten und physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. Mit Tafel III . . . . .	39
<b>Georg Kayser.</b> Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Mit Tafel IV—VII . . . . .	79

---

Correspondenten und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntnissnahme, dass meine gegenwärtige Adresse ist:

**Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.**

Im Juli 1893.

**Pringsheim.**

Um dem Botanischen Jahresbericht die möglichste Vollständigkeit geben zu können, richte ich an die Herren Autoren die Bitte um gefällige schleunige Zusendung ihrer Arbeiten, namentlich auch der Sonderdrucke der Zeitschriften, entweder direct an mich oder auf dem Buchhändlerwege an die Verlagsbuchhandlung der Gebrüder Bornträger in Berlin.

Dr. E. Köhne in Berlin-Friedenau.

---

Verlag von GEBRÜDER BORNTRÄGER (Ed. Eggers) in Berlin.

# Handbuch der systematischen Botanik.

Von

**Dr. Eug. Warming,**

Professor der Botanik an der Universität Kopenhagen.

---

Deutsche Ausgabe.

Von

**Dr. Emil Knoblauch**

in Königsberg i. Pr.

Mit einer Einleitung in die Morphologie und Biologie von Blüthe und Frucht.

---

Vom Verfasser durchgesehene und ergänzte Ausgabe.

Mit 573 Abbildungen.

XII u. 468 Seiten. gr. 8. 1890. br. M. 8,—, dauerhaft gebunden M. 9,—.

---

Wir sind beauftragt zu **verkaufen:**

**Pringsheim's Jahrbücher**

Band I—XXIV.

completes Exemplar

und sehen Angeboten entgegen.

Berlin.

**Gebrüder Borntraeger.**

*Prof. Dr.*

# JAHRBÜCHER

für

## wissenschaftliche Botanik.

---

Herausgegeben

von

**Dr. N. Pringsheim.**

---

**Fünfundzwanzigster Band. Drittes Heft.**

~ Mit 9 lithographirten Tafeln.

---

**Berlin, 1893.**

**Verlag von Gebrüder Borntraeger**

**Ed. Eggers.**



# Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe.

Von

S. Schwendener und G. Krabbe.

## Einleitung.

Unter den zahlreichen Arbeiten, die sich seit der Begründung der Intussusceptionstheorie durch Nägeli mit dem Flächenwachsthum der Zellmembranen beschäftigen, beansprucht eine insofern unser besonderes Interesse, als sie eine lebhafte Discussion hervorgerufen hat, die bis heute nicht zur Ruhe gekommen ist. Es ist dies die bekannte Untersuchung von H. de Vries<sup>1)</sup> „Ueber die mechanischen Ursachen der Zellstreckung“. Im Anschluss an die Nägeli'sche Intussusceptionstheorie sucht H. de Vries in dieser Arbeit für das Flächenwachsthum der Zellmembranen den Nachweis zu führen, dass die Einlagerung neuer Membrantheilchen in ganz hervorragendem Maasse von der Dehnung der Zellwände durch den hydrostatischen Druck des Zellinhaltes abhängig sei; denn es soll unter sonst gleichen Umständen die Grösse der Längenzunahme wachsender Sprosse von dem Maasse ihrer Dehnung durch den Turgor abhängen: „Mit der Grösse der Turgorausdehnung steigt und fällt die Geschwindigkeit des Längenwachsthums in den Partialzonen wachsender Organe“ (l. c., p. 107).

1) H. de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung, Leipzig 1877.

Die Frage nach der Bedeutung des Turgors für das Flächenwachsthum der Zellmembranen ist seitdem wiederholt behandelt worden; wir müssen jedoch mit Rücksicht auf den sogleich hervorzuhebenden Charakter vorliegender Mittheilung von einer Kritik dieser Arbeiten Abstand nehmen. Es ist dies um so eher gestattet, als die von H. de Vries erörterten Fragen nirgends eine definitive Erledigung finden. Von unwesentlichen Abweichungen abgesehen, schliesst man sich entweder den Anschauungen dieses Autors ohne Weiteres an, oder man beschränkt sich darauf, die allgemeine Gültigkeit derselben auf Grund anderweitiger Erfahrungen in Zweifel zu ziehen. Wie dies bei grossen Zahlentabellen gewöhnlich zu geschehen pflegt, so hat sich auch im vorliegenden Falle noch Niemand der Mühe unterzogen zu prüfen, ob und inwieweit die in den H. de Vries'schen Tabellen aufgeführten Messungen mit den daraus gezogenen Folgerungen in Einklang zu bringen sind. Es mangelt nicht nur an einer solchen kritischen Prüfung, sondern es sind auch die H. de Vries'schen Untersuchungen bisher noch von keiner Seite wiederholt worden. Die Veröffentlichung Wortmann's<sup>1)</sup> kommt in dieser Hinsicht kaum in Betracht; derselbe schliesst sich zwar auf Grund seiner Ergebnisse den H. de Vries'schen Anschauungen über die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgorausdehnung und der Geschwindigkeit des Längenwachsthum's an, allein ein Blick auf die mitgetheilten Tabellen genügt, um einzusehen, dass die diesbezüglichen Messungen mit den Folgerungen des Autors in wesentlichen Punkten im Widerspruch stehen.

Schon aus diesen Bemerkungen wird man auf den Zweck der nachfolgenden Untersuchung schliessen können. Es liegt zunächst nicht in unserer Absicht, etwa neue Gesichtspunkte über die Mechanik des Flächenwachsthum's aufzustellen oder gar eine neue Wachstumstheorie zu begründen; es handelt sich vielmehr der Hauptsache nach nur um eine Wiederholung der H. de Vries'schen Untersuchungen. Aus verschiedenen Gründen lag uns daran, durch eigene, möglichst genaue Versuche festzustellen, inwieweit die Annahme einer Proportionalität zwischen der Geschwindigkeit des Längenwachsthum's und der Grösse der Turgordehnung für die von H. de Vries unter-

---

1) J. Wortmann, Beiträge zur Physiologie des Wachsthum's. Bot. Zeit. 1889, p. 229 ff.

suchten Organe gestattet ist. Wäre eine solche Proportionalität thatsächlich vorhanden, dann müssten allerdings zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe irgend welche Beziehungen bestehen, deren Natur erst durch weitere Untersuchungen aufzuhellen sein würde. Denn dass aus dem hervorgehobenen Parallelismus der fraglichen Erscheinungen nicht ohne Weiteres ein derartiges causales Verhältniss folgt, wie es H. de Vries annimmt, scheint uns keines besonderen Beweises zu bedürfen.

Wie nothwendig mit der Zeit eine genaue experimentelle Prüfung der Sachs - H. de Vries'schen Wachstumslehre geworden ist, könnte recht deutlich durch eine kritische Musterung der Literatur gezeigt werden, die in den letzten Jahren über das Wachsthum der Zellmembranen erschienen ist. Aus derselben geht besonders das Eine klar hervor, dass es auf vorliegendem Gebiete einstweilen mehr auf die Gewinnung eines sicheren Thatsachenmaterials ankommt, als auf die Aufstellung neuer Theorien. In dem vorhandenen Mangel eines solchen Materials liegt es auch begründet, dass man in jeder neu erscheinenden Untersuchung über das Wachsthum der Membranen die Discussion mit den schon von Nägeli, Sachs und H. de Vries erörterten Fragen beginnt; neuerdings kommt man hierbei sogar wieder auf Punkte zurück, die man unseres Erachtens wohl schon seit längerer Zeit als erledigt betrachten kann. Dies gilt vor Allem von der Frage nach der Natur der Dehnung, welche die Zellwände während ihres Flächenwachstums erfahren.

Pfeffer sucht in seiner „Energetik“<sup>1)</sup> durch Wiederaufnahme der schon in der „Pflanzenphysiologie“ besprochenen Sauerstoffentziehungsversuche aufs Neue den Nachweis zu führen, dass die während des Längenwachstums der Organe vorhandene Dehnung der Zellwände innerhalb der Elasticitätsgrenze liegt, und dass daher die von Wortmann entwickelten Anschauungen über das Zustandekommen des Flächenwachstums unhaltbar seien. Schon H. de Vries hat sich gegen die Ansicht von Sachs<sup>2)</sup>, wonach das Flächenwachsthum mit einer stetigen Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze verbunden sein

---

1) W. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanzen. Abh. der math.-phys. Classe der kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. XVIII, p. 240.

2) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., p. 762.



soll, ausgesprochen; auf Grund seiner Versuche äussert er sich dahin, „dass in jungen Zellen die Elasticitätsgrenze der Zellhäute bei der Turgorausdehnung vielleicht erreicht oder überschritten werde, dass aber in älteren, noch wachsenden Zellen dies keineswegs der Fall sei“ (l. c., p. 113). Das Irrige der erwähnten Anschauung von Sachs folgt auch aus den Untersuchungen Krabbe's<sup>1)</sup>, in welchen für die passiv wachsenden Baumrinden durch directe Messungen gezeigt wurde, dass die während des Wachstums vorhandene Dehnung der Zellwände weit innerhalb der Elasticitätsgrenze liegt. Plasmolysirte Sprosse kann man gewöhnlich nicht unbeträchtlich über die Contractionsgrösse ausdehnen, ohne dabei die Elasticitätsgrenze zu überschreiten, ein Beweis, dass das Flächenwachsthum in all' diesen Fällen nicht durch eine einfache plastische Dehnung der Zellwände zu Stande kommt. Bei solchem Wachsthumsmodus würden ja die meisten zarten, im Wachsthum begriffenen Pflanzentheile in einer kalten Mainacht, in welcher die Temperatur unter die Wachsthumsgrenze herabsinkt, der Vernichtung Preis gegeben sein, da von der fraglichen Temperaturerniedrigung der osmotische Druck, d. h. die dehnende Kraft, wenig oder gar nicht beeinflusst wird, während die Neubildung von Membrantheilchen sistirt ist.

Nach dem Vorgange Pfeffer's wird man nun auch von anderer Seite auf diesen Gegenstand zurückkommen; wir halten es daher nicht für überflüssig, zur definitiven Beilegung der hier berührten alten Streitfrage noch einige besonders instructive Versuche mitzutheilen, die von Jedem in kurzer Zeit wiederholt werden können. — Bei verschiedenen Pflanzen mit stark entwickeltem Markgewebe wurde das letztere aus der oberen, noch ziemlich meristematischen Sprossregion frei präparirt, indem die umgebende Rinde und etwaige Collenchymstränge entfernt wurden. Bei dieser Isolirung verlängert sich bekanntlich das Markgewebe, während Rinde und Collenchym eine Verkürzung erfahren; denn im Gewebeverbande miteinander befindet sich jenes in Druckspannung, das Collenchym mit der Rinde dagegen in Zugspannung. Legt man nun die isolirten Markcylinder in eine plasmolysirend wirkende Lösung, so contrahiren sich dieselben

---

1) G. Krabbe, Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. *Abh. der kgl. preuss. Akad. der Wissensch.* 1884, p. 21.

ziemlich beträchtlich unter die Länge, die sie im intacten Spross besaßen. Bei Markgewebecylindern aus der jungen, noch lebhaft wachsenden Sprossregion von *Helianthus annuus*, *Inula Helennium*, *Sambucus racemosa* u. s. w. beträgt diese Verkürzung mindestens 5—10 % der im Gewebeverbande vorhandenen Länge. Führt man die Plasmolyse in einer das Plasma nicht schädigenden Lösung, z. B. in Rohrzucker aus, so nehmen die turgorlosen Markcylinder, wenn man sie in reines Wasser legt, innerhalb weniger Stunden einen hohen Grad von Turgescenz an, wobei sie eine Länge erreichen, welche die im Gewebeverbande weit übertrifft. Um während dieser Längenzunahme jedes Wachsthum auszuschliessen, empfiehlt es sich, die Gewebecylinder in Wasser mit einer unter 5° C. gelegenen Temperatur zu bringen. Auch in diesem kalten Wasser verlängern sich die Markcylinder ganz beträchtlich, z. B. von 100 mm Länge (im Gewebeverbande) auf 125—135 mm. Unterwirft man nun diese stark turgescenzen Cylinder der Plasmolyse, so gehen sie genau auf die Länge zurück, die sie in einer gleich nach ihrer Isolirung vorgenommenen Plasmolyse annehmen. Es ist dies ein sicherer Beweis, dass während der bedeutenden Verlängerung der Gewebecylinder in Wasser von 0—5° C. weder Wachsthum stattfindet noch die Elasticitätsgrenze überschritten wird. Nach den mitgetheilten Versuchen kann man die Dehnung der Wände, die bei jungen, noch ziemlich meristematischen Parenchymzellen während des Wachsthums vorhanden ist, zum Mindesten auf das Doppelte bis Dreifache steigern, ohne die Elasticitätsgrenze zu überschreiten. Das Collenchym repräsentirt wohl die einzige Gewebeform, deren Dehnung während des Wachsthums der Elasticitätsgrenze ziemlich nahe liegt; dass diese aber auch hier niemals erreicht oder gar überschritten wird, davon kann man sich durch entsprechende Dehnungsversuche leicht überzeugen.

Die von Wortmann entwickelten Anschauungen über die Art und Weise des Flächenwachsthums der Zellmembranen sind allerdings, wie Pfeffer ganz zutreffend hervorhebt, nur unter der Annahme einer plastischen Dehnung physikalisch einigermaßen construierbar. Allein angesichts der befolgten Untersuchungsmethode kann es fast fraglich erscheinen, ob Wortmann überhaupt an einen

solchen Wachsthumsmodus gedacht hat. Da derselbe in Uebereinstimmung mit H. de Vries die während des Wachstums vorhandene Turgordehnung durch die Contraction in der Plasmolyse zu bestimmen sucht, so kann nur von einer Dehnung innerhalb der Elasticitätsgrenze die Rede sein; denn die Plasmolyse giebt nur über diese, nicht aber über die plastische Dehnung Aufschluss. Bei der Annahme einer auf plastischer Dehnung der Zellwände beruhenden Verlängerung der Organe würde daher die ganze Untersuchungsmethode Wortmann's keinen Sinn haben.

Wie nun aber leicht einzusehen ist, giebt uns die Thatsache, dass die Zellwanddehnung während des Wachstums innerhalb der Elasticitätsgrenze liegt, keinerlei Aufschluss über die beim Flächenwachsthum massgebenden Factoren. Es ist damit weder die Rolle des Turgors klargelegt, noch lässt sich entscheiden, ob die Längenzunahme wachsender Organe durch einfache Dehnung ihrer Wände, verbunden mit Anlagerung neuer Membrantheilchen, oder durch Intussusception zu Stande kommt. Das sind jedoch Fragen, auf die wir an diesem Ort nicht weiter eingehen können, da es sich hier nur um eine Klarlegung der Beziehungen handelt, die zwischen dem Maass der Turgorausdehnung und der Geschwindigkeit der Verlängerung wachsender Organe bestehen.

Die diesbezüglichen Untersuchungen von H. de Vries erstrecken sich vorwiegend auf junge Blüthenstiele. Diese wurden durch Tuschpunkte in gleiche Zonen eingetheilt und dann nach mehrstündiger Wachsthumsdauer in einer Salpeter- oder Kochsalzlösung der Plasmolyse unterworfen. Die hier eintretende Contraction giebt die Grösse der während des Wachstums vorhandenen Turgorausdehnung an. In den mitgetheilten Tabellen werden die Zuwachs- und Contractionsgrössen der einzelnen Zonen bis auf 0,1 mm genau angegeben, eine Genauigkeit, die indessen nach unsern Erfahrungen im Hinblick auf die viel grösseren Fehlerquellen ihren Werth verliert. Es soll zwar nicht geleugnet werden, dass die einzelne Messung bis auf ein Zehntel Millimeter genau ausgeführt werden kann; allein da es sich hier um einen Vergleich mehrerer, zu verschiedenen Zeiten ausgeführter Messungen handelt, so kommt es darauf an, dass in jeder Messung genau dieselben Punkte der Oberfläche eines Organs zur Ablesung benutzt werden. Dies aber ist auch bei Anwendung der grössten Vorsicht nicht zu erreichen, zumal bei Benutzung von

Tuschpunkten, die ja selber schon eine grössere Ausdehnung als 0,1 mm besitzen und ausserdem noch während des Längenwachstums und in der Plasmolyse Formveränderungen erfahren. Für die Beurtheilung der H. de Vries'schen Tabellen fällt die betonte Fehlerquelle umsomehr ins Gewicht, als die dort mitgetheilten Werthe der Turgorausdehnung in den successiven Zonen oft nur um die minimale Grösse von 0,1 bis 0,3 mm von einander abweichen.

Aber auch bei einer Betrachtung der Tabellen ohne Berücksichtigung der hervorgehobenen Fehlerquelle ist es uns unmöglich, zu den H. de Vries'schen Folgerungen zu gelangen. In einigen Tabellen ist der Zuwachs der in Frage kommenden Zonen so ziemlich von gleicher Grösse, ebenso die Turgorausdehnung resp. die Contraction, z. B. in Tabelle IIb p. 100, und in Tabelle IIIa p. 101. Die Frage nach der Proportionalität zwischen Turgorausdehnung und Längenwachsthum lassen diese Tabellen natürlich völlig unentschieden. Daneben findet sich eine verhältnissmässig grosse Zahl anderer Tabellen aufgeführt, in welchen die Zuwachse der einzelnen Zonen höchst ungleich sind, während die Contraktionen fast dieselbe Grösse zeigen. In Tabelle Ib p. 99 findet man z. B. für die einzelnen Zonen von oben nach unten folgende Zahlen:

	Zonen	I	II	III	IV	V	VI
Zuwachse	{	2,9	4,6	5,5	5,8	4,9	2,9
Contraktionen	{	1,8	1,7	1,7	1,8	1,8	1,7

Wie man sieht, ist hier in Zone IV der Zuwachs doppelt so gross als in Zone I und VI, während die Contraktionen fast genau übereinstimmen. Aehnliches zeigen andere Tabellen, z. B. IV p. 101, V p. 102, IX p. 103. Tabelle IV giebt für die 4 ersten Zonen folgende Zahlen:

	Zonen	I	II	III	IV
Zuwachse	{	0,6	1,5	0,9	0,5
Contraktionen	{	1,4	1,4	1,4	1,2

Hier erreicht die Zuwachsgrösse von Zone II ca. das Dreifache von derjenigen der Zonen I und IV, bei fast gleicher Turgorausdehnung. Zur weiteren Illustration des vorliegenden Gegenstandes seien hier nur noch einige Zahlen aus Tabelle IX p. 103 mitgetheilt; für die 5 obersten Zonen eines jungen Stengels von Clematis Vitalba sind hier folgende Werthe angegeben:

Zonen	I	II	III	IV	V
Zuwachse	0,4	1,1	1,0	0,7	0,3
Contractionen	1,2	1,2	0,9	0,9	0,9

Nach dieser Tabelle zeigen die beiden obersten Zonen dieselbe Turgorausdehnung, während der Zuwachs in Zone II fast dreimal so gross ist als in I. Der Zuwachs von Zone III übersteigt den von Zone V sogar um mehr als das Dreifache, während die Contractionen beider Zonen genau übereinstimmen.

Die Ergebnisse dieser und anderer Tabellen sind nach unserer Meinung unmöglich mit der Behauptung in Einklang zu bringen, dass mit der Grösse der Turgorausdehnung die Geschwindigkeit des Längenwachstums in den Partialzonen steigt und fällt.

Nun legt H. de Vries ein besonderes Gewicht darauf, „dass überall, wo ein bestimmtes Maximum der Turgorausdehnung sichtbar ist, es genau in der Zone liegt, wie das Maximum der Partialzuwachse“ (p. 106). Unter den auf p. 99 bis 103 aufgeführten 16 Tabellen ist dies aber nur in 6 der Fall, und bei den soeben besprochenen Abweichungen der anderen Tabellen fragt es sich, in wie weit hier nur eine rein zufällige Erscheinung vorliegt. Wenn zwischen Turgorausdehnung und der Zuwachsgrösse der einzelnen Zonen keine gesetzmässigen Beziehungen bestehen, kann das gelegentliche Zusammenfallen der fraglichen Maxima nicht überraschen. Jedenfalls sind die von H. de Vries mitgetheilten Versuche bei weitem nicht hinreichend, um die citirte Regel aufstellen zu können. Da das Maximum der Contraction von derjenigen der angrenzenden Zonen in einigen Fällen nur um 0,1 bis 0,3 mm abweicht, so genügt schon eine gegenseitige Aenderung der Contractionsgrössen um 0,1—0,2 mm, um das fragliche Maximum verschwinden zu lassen, z. B. in Tabelle Ia, Ib und X.

Will man in seinen Folgerungen mit den beobachteten That- sachen in Uebereinstimmung bleiben, so ergibt sich aus den H. de Vries'schen Versuchen zunächst nur, dass junge Pflanzen- organe bei Aufhebung ihres Zellurgors in der Region lebhaften Längenwachstums eine deutliche Contraction zeigen, die in der Region mit beendetem Längenwachs- thum entweder nicht eintritt, oder doch einen viel ge- ringeren Werth besitzt,

Nach H. de Vries sind diese beiden Regionen eines Organs durch eine Zone miteinander verbunden, „in der zwar Wachstum, aber keine Verlängerung stattfindet. Das Wachstum holt hier einfach den Rest der Turgorausdehnung nach“ (p. 98). Da H. de Vries Intussusception annimmt, so scheint er sich vorzustellen, dass die Dehnbarkeit der Zellwände durch Einlagerung neuer Theilchen allmählich so herabgesetzt wird, dass auch bei gleichbleibendem Turgor schliesslich keine Dehnung mehr erzielt werden kann. Es tritt dann natürlich auch bei Aufhebung des Turgors in der Plasmolyse keine Contraction ein.

Diese Auffassung entspricht jedoch nicht den thatsächlichen Verhältnissen. In den älteren Regionen eines Organes, in welchen die Längenzunahme allmählich abnimmt und schliesslich gänzlich erlischt, wird der Rest der Turgorausdehnung nicht durch Wachstum im H. de Vries'schen Sinne nachgeholt, sondern es handelt sich hier um Gewebedifferenzirung, vor Allem um die Ausbildung todter Elemente, wie Bastzellen und Tüpfelgefässe, die sowohl ein Längenwachsthum als auch eine Contraction der lebenden Zellen bei Aufhebung des Turgors unmöglich machen. Befreit man die lebenden Zellen mit activem Wachsthum, z. B. das Markgewebe bereits ausgewachsener Sprossregionen (*Sambucus*), von den umgebenden Gefässbündeln u. s. w. und legt es in Kochsalzlösung, so contrahirt es sich fast genau um dieselbe Grösse, wie in der oberen noch meristematischen Sprossregion mit lebhaftem Längenwachsthum. Die factische Turgorausdehnung der Markzellen besitzt daher nicht selten in noch wachsenden und bereits ausgewachsenen Zonen eines Organs dieselbe Grösse, sie kann aber im intacten Spross bei Vornahme der Plasmolyse nur in der Region nachgewiesen werden, wo die Gewebedifferenzirung noch nicht bis zur Ausbildung fester, widerstandsfähiger Elemente vorgeschritten ist.

Ogleich es sich hier um selbstverständliche Dinge handelt, die auch H. de Vries und Wortmann kennen, sind sie doch von diesen Autoren fast gänzlich unbeachtet geblieben. Beide behandeln ihre Objecte in Bezug auf das Längenwachsthum als eine homogene Einheit, ohne sich um die Factoren zu kümmern, die aus der Gewebedifferenzirung und der hiermit verbundenen Gewebespannung resultiren. Die Contractionsgrössen der einzelnen Zonen würden nur dann mit einander und mit den entsprechenden Zuwachsen ohne

Weiteres vergleichbar sein, wenn die in Frage stehenden Organe aus gleichartigen Zellen aufgebaut wären. Von dem meristematischen Vegetationspunkt abgesehen, ist dies jedoch in keiner Region der Fall, und die diesbezüglichen Verhältnisse erfahren oft von Zone zu Zone eine schwer controlirbare Aenderung. Wir werden auf diesen Punkt im Folgenden noch wiederholt zurückkommen.

Was nun schliesslich die Wortmann'schen „Beiträge zur Physiologie des Wachstums“ betrifft, so stehen die Ergebnisse der Messungen mit den daraus gezogenen Folgerungen in noch weit grösserem Widerspruch als bei H. de Vries. Uns interessirt diese Arbeit hier natürlich nur insoweit, als die Bedeutung des Turgors für das Flächenwachsthum der Zellmembranen in Frage kommt. Dass die Vorstellungen Wortmann's über das Zustandekommen des Flächenwachstums physikalisch unhaltbar sind, wurde bereits von Zimmermann<sup>1)</sup> und Askenasy<sup>2)</sup> kurz hervorgehoben, sowie neuerdings von Pfeffer an der Hand besonderer Versuche ausführlich dargelegt (l. c. p. 240).

Da auch nach Wortmann die Geschwindigkeit des Längenwachstums von der Grösse der Turgorausdehnung abhängig sein soll, so ist eine Klarlegung der Dehnbarkeitsverhältnisse der Zellwände in den einzelnen Zonen zunächst von geringem Werthe. Denn nach H. de Vries sowohl wie nach Wortmann ist es nicht die Dehnbarkeit allein, sondern die faktische, vermittelt der Plasmolyse festzustellende Turgorausdehnung, welche die Geschwindigkeit der Längenzunahme eines Organs bestimmt. Durch das gleichzeitige Hereinziehen der Dehnbarkeitsverhältnisse der Zellwände hat sich Wortmann offenbar in der Verwerthung seiner Versuchsergebnisse irre führen lassen. Wortmann will mit seinen Experimenten in erster Linie drei Hauptpunkte klarlegen: es soll zunächst die Wachstumsintensität der einzelnen Zonen, vor Allem die Lage des grössten Zuwachses, und dann durch die in der Plasmolyse eintretenden Contractionen die Grösse und Vertheilungsweise der Turgorausdehnung bestimmt werden, worauf drittens durch eine Wieder- ausdehnung des plasmolysirten Sprosses auf die ursprüngliche Länge

1) A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Heft II, p. 171.

2) E. Askenasy, Ueber einige Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. VIII, p. 88.

die Dehnbarkeit<sup>1)</sup> der Zellwände in den einzelnen Zonen ermittelt werden soll. Indem der Autor nun in Uebereinstimmung mit seinen Versuchsergebnissen darlegt, dass die Dehnbarkeit der Zellwände durchaus nicht immer in der Zone maximalen Wachstums am grössten ist, nimmt er ein Zusammenfallen der maximalen Turgorausdehnung mit dem Wachstumsmaximum an, während die mitgetheilten Versuche zeigen, dass ein solches Zusammenfallen in den meisten Fällen nicht stattfindet. Es mag dieser Punkt, auf den alles ankommt, kurz an der Wortmann'schen Tabelle V, l. c. p. 236 erläutert werden. Dieselbe bezieht sich auf eine Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*, die von oben nach unten in 5 mm lange Zonen eingetheilt und dann nach 24stündigem Wachstum durch einen Aufenthalt von 10 Stunden in 15% Kochsalzlösung vollständig plasmolysirt wurde. Der bequemerem Uebersicht wegen haben wir den Zuwachs, die Turgorausdehnung und die Dehnbarkeit der Zellwände der einzelnen Zonen in den drei letzten senkrechten Columnen in Procenten angegeben.

Wortmann's Tabelle V, Bot. Zeit. 1889 p. 236.

Anfangslänge der Zonen = 5 mm	Nach 24 stün- digem Wachs- thum	Partial- zuwachs in 24 Stunden	Nach 10 Stun- den in der Lösung	Contraction der einzelnen Zonen	Bei Dehnung des Ganzen auf die ursprüng- liche Länge	Es ist dem- nach gedehnt worden	Zuwachs in %	Contraction in %	Dehnung in %
I	10,0	5,0	9,5	0,5	11,0	1,5	100	5,0	15,7
II	10,0	5,0	9,0	1,0	9,5	0,5	100	10,0	5,5
III	10,5	5,5	10,0	0,5	10,0	0,0	110	4,76	0,0
IV	6,5	1,5	6,5	0,0	6,5	0,0	30	0,0	0,0
V	5,5	0,5	5,5	0,0	5,5	0,0	10*	0,0	0,0

NB. Die mit einem × versehenen senkrechten Columnen sind genau nach den Wortmann'schen Zahlenangaben hinzugefügt.

1) Der Ausdruck „Dehnbarkeit“ als Bezeichnung für die thatsächliche Verlängerung, welche die Zellwände in Folge der Turgorspannung erfahren, ist übrigens nicht glücklich gewählt. Unter Dehnbarkeit versteht man im Allgemeinen eine Eigenschaft, die nur von der Natur des Materials, nicht von der Grösse des Querschnittes abhängt. Und was speciell die in der Mechanik übliche Terminologie betrifft, so bezeichnet man hier die auf die Längeneinheit berechnete (oder in Procenten ausgedrückte) Verlängerung, welche beispielsweise ein Stab mit dem Querschnitt 1 durch eine in seiner Längsrichtung wirksame Zugkraft erfährt, als speci-  
fische Ausdehnung. Von dieser wohl zu unterscheiden ist in jedem concreten Falle die absolute Ausdehnung, welche innerhalb der Elasticitätsgrenze der spannenden Kraft direct und der Grösse des Querschnittes umgekehrt proportional ist.



Wie man aus dieser, die Wortmann'schen Ergebnisse genau wiedergebenden Tabelle sofort sieht, liegt das Maximum des Zuwachses in Zone III, während Zone II die grösste Turgorausdehnung zeigt. Von einem Zusammenfallen beider Maxima kann in dieser wie den beiden folgenden Tabellen nicht die Rede sein. Während die Zuwachse der drei ersten Zonen in Tabelle V annähernd den gleichen Werth besitzen, ist die Turgorausdehnung in Zone II doppelt so gross als in I und III; wir haben hier also bei weitgehenden Differenzen in der Turgorausdehnung die gleiche Zuwachsgrösse.

Wie schon betont, will Wortmann unter Anderem auch zeigen, dass die maximale Dehnbarkeit der Zellwände nicht mit der Zone maximalen Wachstums zusammenfällt, was in der That deutlich aus vorstehender Tabelle V hervorgeht. „Besonders instructiv für die Veranschaulichung der verschiedenen Lage der beiden in Rede stehenden Momente ist Tabelle V. Hier wurde die III. Querzone durch den Turgor am stärksten gedehnt, obwohl hier die Dehnbarkeit der Membranen weitaus geringer war, als in den beiden jüngeren Zonen, in denen aber geringere Ausdehnung vorherrschte.“ Nicht die dritte, wie Wortmann angiebt, sondern die zweite Querzone ist es, die durch den Turgor am stärksten gedehnt war. Es handelt sich hier nicht etwa um einen Lapsus, der bei grösseren Tabellen ja leicht vorkommen kann, sondern Wortmann verlegt consequent ohne Weiteres das Maximum der Turgorausdehnung in die Zone maximalen Wachstums, obgleich dies nur bei zwei Tabellen zutrifft. Diese gelegentliche Erscheinung ist ohne jede Bedeutung, denn eine Proportionalität zwischen Turgorausdehnung und Geschwindigkeit des Längenwachstums ist in keiner Tabelle vorhanden.

Was die Dehnbarkeitsverhältnisse der Zellmembranen in den einzelnen Zonen betrifft, so befindet sich Wortmann in der Erörterung derselben zwar mit seinen Versuchsergebnissen in Uebereinstimmung, er hat sich aber doch nicht die Consequenzen vergewärtigt, die aus seinen Angaben bezüglich der Turgorgrösse der einzelnen Querzonen resultiren. Nach der citirten Tabelle V ist z. B. die Dehnung der Zellwände in Zone I dreimal so gross als in II, während beide Zonen die gleiche Zuwachsgrösse zeigen. Nun definirt Wortmann die Turgorausdehnung als das Product aus der

Dehnbarkeit der Zellwände und der Grösse des hydrostatischen Druckes. Bei gleichem Turgor in Zone I und II musste demnach die Turgorausdehnung in Zone I dreimal so gross ausfallen als in Zone II. Die Zonen I und II zeigen nach der Tabelle dieselbe Zuwachsgrösse; nehmen wir nun einmal an, dass dieselben während des Wachstums auch dieselbe Turgordehnung besitzen, so muss der Turgor in Zone II dreimal grösser sein als in Zone I; ist er hier z. B. = 5 Atm., so beträgt er in Zone II 15 Atm. Eine derartige rapide Steigerung des Turgors von Zone zu Zone findet aber nach Wortmann's eigenen Angaben auf p. 252 nicht statt; es handelt sich vielmehr darnach nur um Schwankungen von höchstens 0,5 bis 2 Atm.

Nun aber besitzen nach der Tabelle Zone I und II nicht die gleiche Turgorausdehnung, sondern diese ist in Zone II doppelt so gross als in I. Um diese Differenz in der Turgorausdehnung zu erzielen, muss nach den von Wortmann angegebenen Dehnbarkeitsverhältnissen der Membranen der Turgor beim Uebergang von Zone I zu II nicht von 5 auf 15, sondern auf 30 Atm. steigen!

Ein weiteres Eingehen auf die Abhandlung Wortmann's halten wir für überflüssig. Die von ihm mitgetheilten Versuche sind insofern nicht ohne Werth, als sie im Gegensatz zu seinen Behauptungen zeigen, dass bei den untersuchten Objecten eine Proportionalität zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit des Längenwachstums nicht vorhanden ist. In dieser Hinsicht stimmen sie mit unsern Versuchsergebnissen überein, auf die wir jetzt näher eingehen wollen.

---

### Eigene Untersuchungen.

Unsere eigenen Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Turgorausdehnung und Geschwindigkeit des Längenwachstums erstrecken sich auf Wurzeln, Sprossinternodien, Blatt- und Blütenstiele. Von diesen Organen wurde möglichst lebhaft wachsendes Material von oben nach unten in einzelne Zonen eingetheilt, deren Verlängerung nach einem 18- bis 36stündigen Wachstum bestimmt,

um hierauf durch eine mehrstündige Einwirkung einer 12% Kochsalzlösung die definitive Plasmolyse herbeizuführen. Die hierbei eintretende Contraction der einzelnen Zonen soll uns über die während des Wachstums vorhandene Turgorausdehnung Aufschluss geben.

Nach den Bemerkungen in der Einleitung können wir hier auf eine Discussion der Fehlerquellen verzichten, die mit der skizzirten Untersuchungsmethode nothwendig verbunden sein müssen. Um diese Fehler auf ein möglichst geringes Maass zu reduciren, kommt es vor Allem darauf an, dass sich das Untersuchungsmaterial während der Zeit des Zuwachses in einem gleichartigen Turgescenzzustand befindet. Es ist natürlich in erster Linie die Transpiration, die nach dieser Richtung eine hervorragende Rolle spielt; dieselbe ist einmal von dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft und dann von der anatomischen Beschaffenheit der Organe abhängig, erreicht daher in den verschiedenen Zonen derselben einen ungleich hohen Grad. Die Transpiration wird unter sonst gleichen Umständen um so grösser sein, je zartwandiger die Zellen einer Zone sind.

Um während der Zeit des Zuwachses einen möglichst gleichmässigen Turgescenzzustand zu erzielen, wurden die Versuche nur bei feuchtem, regnerischem Wetter ausgeführt; oder die Objecte kamen an ihren natürlichen Standorten unter grosse Glasglocken, unter welchen durch besondere Vorkehrung eine dunstgesättigte Atmosphäre hergestellt wurde. Wir konnten die Versuche um so eher auf regnerisches Wetter beschränken, als sich dieselben durch drei Frühjahrse (90, 91 und 92) hinziehen. Die Untersuchungsergebnisse, die sich während dieser Zeit allmählich angehäuft haben, können hier selbstverständlich nur zu einem geringen Theil Berücksichtigung finden.

Die Eintheilung eines Organs in einzelne Zonen geschah anfänglich durch Tuschpunkte; diese Art der Markirung ist bei lebhaftem Wachstum zur Bestimmung der Längenzunahme der einzelnen Zonen vollkommen ausreichend; sie wird aber unzuverlässig bei der zweiten resp. dritten Messung, in welcher die Turgordehnung der einzelnen Zonen festgestellt werden soll, denn hier handelt es sich um Grössen, in welchen auch kleine Messungsfehler von Bedeutung werden können. Zur Eintheilung der Objecte in einzelne Zonen wurden daher schliesslich feine, ca. 0,1 mm dicke Glasnadeln verwandt, die in bestimmten Abständen quer durch die Organe ge-

schoben wurden. Da die hiermit verbundenen, minimalen Verwundungen nach unsern Erfahrungen auf das Wachsthum des Untersuchungsmaterials keinen Einfluss ausüben, so geben die fraglichen Glasnadeln sehr feine und feste Marken, die nicht nur eine genaue Messung gestatten, sondern auch eine weitgehende Sicherheit gewähren, dass man in jeder folgenden Messung dieselben Punkte der Organoberfläche zur Ablesung benutzt. Bei längeren Organen mit einer grossen Zahl von Zonen wird zur Vermeidung von Fehlern jede Messung zweckmässig von zwei Personen ausgeführt, von denen die eine abliest, während die andere notirt.

Nach dem Vorstehenden ist klar, dass schon die Zusammenstellung der Zahlen eines einzelnen Versuches zu einer ziemlich umfangreichen Tabelle führen muss. Es lässt sich leider eine Mittheilung dieser unbequemen Tabellen nicht umgehen, sofern dem Leser die Möglichkeit geboten werden soll, zu prüfen, ob unsere Schlussfolgerungen mit den Untersuchungsergebnissen in Einklang stehen. Wir glauben uns aber auf eine geringe Auswahl von Tabellen beschränken zu dürfen, und um die Orientirung über dieselben möglichst zu erleichtern, haben wir in den beiden letzten, senkrechten Columnen den Zuwachs und die Turgordehnung der einzelnen Zonen in Procenten angegeben. Dies war schon deshalb nothwendig, weil die Zonen nicht immer genau dieselbe Anfangslänge besaßen.

## I. Beispiele, die eine Vertheilung des Längenwachsthums über eine verhältnissmässig lange Zone zeigen.

Für eine Untersuchung zur Feststellung der Beziehungen zwischen Turgorausdehnung und Längenwachsthum sind in erster Linie alle diejenigen Objecte günstig, bei welchen der Zuwachs über eine relativ lange Strecke vertheilt ist, die sich leicht in mehrere Zonen von anatomisch ziemlich gleichartigem Bau eintheilen lässt. Unter den diesbezüglichen Untersuchungen seien hier zunächst in Kürze die an Internodien junger Hopfensprosse ausgeführten besprochen. Bei jungen, lebhaft wachsenden Hopfensprossen sind nicht selten drei Internodien in Streckung begriffen. Von den sechs folgenden Tabellen enthalten die fünf ersten die Untersuchungsergebnisse für zwei aufeinanderfolgende Sprossinternodien, von denen das jüngere

mit 1 und das ältere mit 2 bezeichnet ist. Die Numerirung der Zonen ist für jedes Internodium eine besondere und geht von oben nach unten. Das zweite, viel längere Internodium ist zum Theil nur in der oberen Region in Zonen eingetheilt und untersucht worden, da die basale Region bei der Versuchsanstellung ihr Wachstum bereits beendet hatte. Es sei nochmals bemerkt, dass in den beiden letzten senkrechten Columnen die Werthe für den Zuwachs und die Turgordehnung der Zonen in Procenten angegeben sind.

## a) Internodien des Hopfens.

## No. 1.

Numer der Zonen von oben nach unten	Anfangslänge der Zonen	Zonenlänge nach 36 stündigem Wachthum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der einzelnen Zonen	Contraction der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen in %	Contraction der Zonen in %
1							
I	10	12,5	11,5	2,5	1	25	8
II	10,5	13	12	2,5	1	25	7,7
III	11,5	16,5	15	5	1,5	43,5	10
2							
I	10,5	14,5	13,5	4	1	40	7
II	10	13,5	12,75	3,5	0,75	35	5,5
III	12	16	15	4	1	33	6,2
IV	11,5	15,5	15	4	0,5	35	3,2
V	12,5	16	15	3,5	1	30	6,2
VI	10,5	14,5	13,5	3	1	30	7

## No. 2.

1							
I	12,25	15,5	14,5	3,25	1	26,5	6,5
II	12,75	17	16	4,25	1	33	6
III	12	15,5	14,5	3,5	1	29	6,5
IV	13	16,5	16	3,5	0,5	27	3
V	13	16	15,5	3	0,5	23	3,5
2							
I	11,5	17	15,25	5,5	1,75	48	10
II	16	20	18	4	2	25	10
III	15	20	18,5	5	1,5	33	7,5
IV	13,5	17,5	16,5	4	1	30	6

No. 3.

Nummer der Zonen von oben nach unten	Anfangslänge der Zonen	Zonenlänge nach 48 stündigem Wuchsthum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs der Zonen in %	Contraction der Zonen in %
1							
I	10	17	16	7	1	70	5,9
II	8,5	13,5	12	5	1,5	59	11,1
III	9	13,5	13	4,5	0,5	50	3,7
IV	8	13	12	5	1	65	7,7
2							
I	8,5	14	13,5	5,5	0,5	65	3,6
II	9,5	14,5	13,5	5	1	53	7
III	9	11,5	11,0	2,5	0,5	28	4,3
IV	7	9,5	9,0	2,5	0,5	35,5	0,0
V	10,5	12,5	13	2	+ 0,5	19	+ 4
VI	11	14,5	14,5	3,5	0,0	32	0,0
VII	10,5	12,5	12,5	2	0,0	19	0,0
VIII	10,5	13,5	13	3	0,5	28,5	3,7
IX	12	15	15	3	0,0	25	0,0

No. 4.

Nummer der Zonen von oben nach unten	Anfangslänge der Zonen	Zonenlänge nach 48 stündigem Wuchsthum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs der Zonen in %	Contraction der Zonen in %
1							
I	8,5	19	17	10,5	2	123	10,5
II	10	20	19	10	1	100	5
III	11	21	20	10	1	90	5
2							
I	10	18,5	17,5	8,5	1	85	5,4
II	8,5	15,5	14,5	7	1	82,3	6,4
III	9,5	16,5	15,5	7	1	73,7	6
IV	9	12	12,5	3	+ 0,5	33,3	+ 4
V	8	10,5	10	2,5	0,5	31	4,7
VI	9	12,5	11,5	3,5	1	39	8
VII	9	10	11	1	1	11	10
VIII	11	13	13	1	0,0	9	0,0

## No. 5.

Numer der Zonen von oben nach unten	Anfangslänge der Zonen	Zonenlänge nach 48 stündigem Wachstum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs der Zonen in %	Contraction der Zonen in %
1							
I	8,5	14,5	13	6	1,5	70,6	10,3
II	8,5	15	13,5	6,5	1,5	76,5	10,3
III	10	16,5	15,5	6,5	1	65	6,0
IV	10	17,5	16,5	7,5	1	75	5,7
2							
I	9,5	13,5	12,5	4	1	42	7,4
II	9,5	12	11,5	2,5	0,5	26,3	4,2
III	9	11	11	2	0,0	22	0,0
IV	9,5	11	11	1,5	0,0	15,8	0,0
V	9,5	11	10,5	1,5	0,5	15,8	4,5
VI	9,5	10,5	10,5	1	0,0	10,5	0,0
VII	9,5	10,5	10,5	1	0,0	10,5	0,0
VIII	12	13	13	1	0,0	8,3	0,0
IX	12	13	12,5	1	0,5	8,3	4,0

## No. 6.

Numer der Zonen von oben nach unten	Anfangslänge der Zonen	Zonenlänge nach 36 stündigem Wachstum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs der Zonen in %	Contraction der Zonen in %
I	9,5	12	11	2,5	1	26	8,3
II	10	13	12	3	1	30	7,7
III	8,5	12	11	3,5	1	40	8,8
IV	9,5	12	11,5	2,5	0,5	26	4,2
V	10	13,5	13	3,5	0,5	35	3,7
VI	10	14	13	4	1	40	7,1
VII	10	13,5	12,5	3,5	0,5	35	3,7

Wie ein Blick auf die vorstehenden Tabellen, besonders ein Vergleich der in den beiden letzten Columnen enthaltenen Zahlen lehrt, ist irgend eine gesetzmässige Beziehung zwischen der Zuwachsgrösse und dem Maasse der Turgorausdehnung der einzelnen Zonen nicht vorhanden. Beim 2. Internodium

in Tabelle 1 zeigen Zone III und IV annähernd dieselbe Zuwachsgrösse, während sie in der Turgorausdehnung fast um das Doppelte differiren. Gleiches gilt von den Zonen III und IV des 1. Internodiums in Tabelle 2; auch hier ist der Zuwachs gleich, während die Turgorausdehnung in Zone III doppelt so gross ist als in IV. Das Umgekehrte zeigen die beiden ersten Zonen des 2. Internodiums (Tab. 2); hier differirt der Zuwachs fast um das Doppelte bei gleicher Turgorausdehnung.

In der folgenden Tabelle 3 zeigen die Contractionen der einzelnen Zonen des 1. Internodiums höchst ungleiche Werthe bei verhältnissmässig geringen Schwankungen in der Zuwachsgrösse. Zone II und III des erwähnten Internodiums stimmen in ihrem Zuwachs ziemlich überein, während die Turgordehnung um das Dreifache differirt. Beim 2. Internodium (Tab. 3) ist die Turgorausdehnung in Zone II fast doppelt so gross als in I, während die Zuwachsgrössen der beiden Zonen nur wenig von einander abweichen. Zone II hat einen etwas geringeren Zuwachs als I, aber eine weit grössere Turgorausdehnung.

Gleiches findet man auch in der 4. Tabelle, besonders beim 2. Internodium. Hier ist z. B. der Zuwachs in Zone V fast dreimal so gross als in VII, während diese eine viel grössere Turgorausdehnung zeigt. — In Tabelle 6 besitzen die Zonen I und IV bei gleicher Zuwachsgrösse eine höchst ungleiche Turgordehnung. Beim Vergleich von Zone I mit III findet man das Umgekehrte; hier sind die Contractionen in den beiden Zonen gleich, während die Zuwachsgrössen nicht unbedeutend von einander abweichen.

Ein Eingehen auf weitere Einzelheiten scheint uns überflüssig zu sein; die angeführten Daten genügen, um zu zeigen, dass bei gleicher Turgorausdehnung die Zuwachse höchst ungleich sein können und umgekehrt. Beim Vergleich der einzelnen Zonen ist irgend eine gesetzmässige Beziehung zwischen der Grösse der Turgorausdehnung und der Geschwindigkeit des Längenwachstums nicht zu erkennen. Wo der Zuwachs, wie hier beim Hopfen, über eine verhältnissmässig lange Sprossstrecke vertheilt ist, kann weder von einer Zone maximalen Wachstums, noch von einer Zone grösster Turgorausdehnung die Rede sein. Dies geht besonders deutlich aus einer Betrachtung von Tabelle 6 hervor. Der



Zuwachs steigt hier von der I. bis in die III. Zone, sinkt in der IV., um in Zone V und VI wieder anzuschwellen; Zone VII zeigt wieder ein Sinken. Dieselbe Regellosigkeit findet sich in den Werthen für die Turgorausdehnung.

Um jedoch irrigen Auffassungen vorzubeugen, sei hier kurz ein bereits in der Einleitung berührter Punkt hervorgehoben, auf den wir auch später noch zurückkommen. Längenwachsthum eines Organs ist nur in Regionen möglich, in welchen die activ wachsenden Zellen die von den passiv wachsenden und den todten Elementen ausgehenden Widerstände zu überwinden im Stande sind. Mit dem Fortschreiten der Gewebedifferenzirung muss aus rein mechanischen Gründen das Längenwachsthum abnehmen und schliesslich ganz zum Stillstand kommen. Dasselbe gilt von der Turgorausdehnung; die todten Elemente erschweren die Contraction der lebenden Zellen in der Plasmolyse und machen diese in gleicher Weise wie das Längenwachsthum unmöglich, sobald sie in grösserer Anzahl vorhanden sind. Daher muss im Allgemeinen bei jedem in die Länge wachsenden Organ sowohl der Zuwachs wie die Contraction in der Plasmolyse in der Region mit vorgerückter Gewebedifferenzirung geringer ausfallen als in Zonen, die noch aus zartwandigen Gewebeelementen bestehen. Diese Erscheinung ist selbstverständlich zu trennen von dem Verhalten derjenigen Zonen, die in anatomischer Hinsicht ziemlich gleichartigen Bau zeigen, denn nur solche Zonen können zunächst bezüglich ihres Zuwachses und der Turgorausdehnung miteinander verglichen werden. Wo das Längenwachsthum auf eine kleine, nicht über 10—15 mm lange Zone beschränkt ist, die nach unten ziemlich schnell in eine Zone mit vorgerückter Gewebedifferenzirung übergeht, muss bei der hier befolgten Eintheilungsmethode, wie wir später noch eingehender zeigen werden, die grösste Turgordehnung mit dem Maximum des Zuwachses zusammenfallen. Wenn man in den vorausgehenden Tabellen das 2. Internodium, dessen Längenwachsthum nach unten hin erlischt, nicht in mehrere, 10 mm lange Zonen, sondern in zwei Zonen von ca. 40—50 mm Länge eintheilt und diese miteinander vergleicht, so findet man im Allgemeinen nicht nur den Zuwachs, sondern auch die Turgorausdehnung in der oberen Region grösser als in der unteren. Das ist aber eine Thatsache, die sich aus der grossen Verschiedenheit in dem Grade der Gewebedifferenzirung beider

Zonen mit Nothwendigkeit ergibt. Bei der hier befolgten Eintheilung in 10 mm lange Zonen sind beim Hopfen diese Ungleichheiten im anatomischen Bau der aufeinanderfolgenden Zonen nicht vorhanden.

### b) Blattstiele und Sprossinternodien von Aconitum Lycoctonum.

Neben den soeben besprochenen Hopfensprossen liefern unter Anderem auch die Blattstiele von Aconitum Lycoctonum für den vorliegenden Gegenstand ein sehr günstiges Untersuchungsmaterial. Es sind vor Allem diejenigen Blätter, die sich schon im Frühjahr vor dem Erscheinen der Sprosse entwickeln und mit ganz gerade bleibendem Stiel senkrecht nach oben wachsen. In dem fetten Boden des hiesigen Universitätsgartens erreichen die Stiele dieser Wurzelblätter nicht selten eine Länge von 25—35 cm, wobei oft das Längenwachsthum über eine 100 mm lange Zone vertheilt ist. Die Stiele der später an den oberirdischen Sprossen entspringenden Blätter bleiben erheblich kleiner. Die Numerirung der Zonen beginnt in allen Fällen an der Basis der Blattspreite; eine weitere Erläuterung der folgenden Tabellen ist nach dem beim Hopfen Gesagten überflüssig.

No. 7.

Numer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 36 stündigem Wachsthum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs in %	Contraction in %
I	13,5	14,5	13,5	1	1	7,4	7
II	14	16,75	15	2,75	1,75	19,6	10,4
III	13,5	14,75	14	1,25	0,75	9,3	5,1
IV	14	14,5	13,75	0,5	0,75	3,6	5,2
V	16,5	18	17	1,5	1	9,1	5,5
VI	16,5	17,5	16,75	1	0,75	6	4,3
VII	16	17	16,25	1	0,75	6,2	4,4
VIII	16	17	16,75	1	0,25	6,2	1,6
IX	14,25	14,25	14	0,0	0,25	0,0	1,7
X	16	16	15,5	0,0	0,5	0,0	3,1

## No. 8. Blattstiel.

Numer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge der Zonen nach 36 stündigem Wachstum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	18	20,75	17,75	2,75	3	15,3	14,3
II	14	16	14,5	2	1,5	14,3	9,4
III	16	18	17	2	1	12,5	5,5
IV	13,75	13,75	13	0,0	0,75	0,0	5,4
V	13,25	14,25	13,25	1	1	7,5	7,0
VI	14	15,25	14,5	1,25	0,75	9,0	4,9
VII	15	16,25	15,25	1,25	1	8,3	6,2
VIII	13	13,25	12,75	0,25	0,5	2,0	3,8
IX	12,5	13,5	13	1	0,5	8,0	3,7
X	12,5	12,5	11,75	0,0	0,75	0,0	6,0

## No. 9. Blattstiel.

Numer der Zonen von oben. — Zonen- länge = 10 mm	Zonenlänge nach 24 stündigem Wachstum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	13	11,75	3	1,25	30	9,6
II	13,5	12	3,5	1,5	35	11,1
III	12	11,75	2	0,25	20	2,1
IV	13,5	11,75	3,5	1,75	35	13
V	13	12,25	3	0,75	30	5,8
VI	12	12	2	0,0	20	0,0
VII	12	10,5	2	1,5	20	12,5

## No. 10. Blattstiel.

Numer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 20 stündigem Wachstum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	16,5	20,25	18,75	3,75	1,5	23	7,4
II	14	18	16,75	4	1,25	35,7	7
III	16	19	17,5	3	1,5	19	7,9
IV	14,5	18	17,5	3,5	0,5	24,1	3
V	16	18,75	17,75	2,75	1	17,2	5,3
VI	13,5	17	16,25	3,7	0,75	26	4,4
VII	15	17	16,5	2	0,5	13,3	3
VIII	16	18	17,0	2	1,0	12,5	5,5

## No. 11. Blattstiel.

Nummer der Zonen von oben. — Zonen- länge = 10 mm	Länge der Zonen nach 24 stündigem Wachstum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	11,5	10,5	1,5	1	15	9,5
II	13	12,5	3	0,5	30	4
III	12,5	11	2,5	1,5	25	11,2
IV	13	12,75	3	0,25	30	2
V	13,5	12,25	3,5	1,25	35	9,2
VI	13,25	12,5	3,25	0,75	32,5	5,6
VII	11,5	11	1,5	0,5	15	4,3
VIII	12,75	12	2,75	0,75	27,5	6

## No. 12. Blattstiel.

Nummer der Zonen von der Basis der Blattfläche an	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 20 stündigem Wachstum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	14	16,25	15	2,25	1,25	16	7,7
II	13	14,75	14	1,75	0,75	13,5	5
III	11	12	11,75	1	0,25	9	2
IV	14	15	14,5	1	0,5	7,1	3,3
V	15	17,5	16,75	2,5	0,75	16,7	4,3
VI	16,5	18,5	17,75	2	0,75	12	4,1

## No. 13. Junges Sprossinternodium.

Nummer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 20 stündigem Wachstum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	13	15,25	14,75	2,25	0,5	17,3	3,3
II	12	14,25	13,25	2,25	1	19	7,0
III	12	13,5	13	1,5	0,5	12,5	3,7
IV	12	14,5	13,5	2,5	1	20,8	6,8
V	13,5	14,5	14	1	0,5	7,4	3,4
VI	13,5	15,5	14,5	2	1	14,8	6,4
VII	13	13,75	13,5	0,75	0,25	5,8	1,8
VIII	13,5	14,5	14	1	0,5	7,4	3,4

## No. 14. Junges Sprossinternodium.

Nummer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 20 stündigem Wachsthum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	14,75	17,75	16,5	3	1,25	20,4	7
II	14,25	16,25	15,5	2	0,75	14,1	4,6
III	17,5	20,5	19,5	3	1,0	17	4,9
IV	16	18,5	18	2,5	0,5	16	2,7
V	12,25	13,25	12,5	1	0,75	8,2	5,7
VI	14,25	15,25	15	1	0,25	7	1,6

Eine Durchmusterung der vorstehenden Tabellen giebt von den Beziehungen zwischen Turgorausdehnung und Längenwachsthum ein ähnliches Bild, wie die jungen Hopfensprosse. Um nicht zu sehr zu ermüden, wollen wir uns auf die Hervorhebung einiger Hauptpunkte beschränken. — Nur in den Tabellen 7 und 8 ist ein deutlich abgegrenztes Wachsthumsmaximum vorhanden, welches mit der Zone maximaler Turgorausdehnung zusammenfällt; in Tabelle 7 ist dies Zone II, in Tabelle 8 Zone I. Aber schon hier muss es auffallen, dass der Zuwachs von Zone III (Tab. 8) annähernd mit dem von Zone I übereinstimmt, während die Contractionsgrössen um mehr als das Doppelte differiren. In allen übrigen Tabellen tritt eine Zone maximalen Wachsthum nicht hervor. Tabelle 9 besitzt die grössten Zuwächse in Zone II und V; hier erreicht auch die Turgorausdehnung im Vergleich zu den angrenzenden Zonen eine beträchtliche Höhe; Zone VII zeigt jedoch bei fast gleicher Turgorausdehnung einen weit geringeren Zuwachs als II und IV.

Noch unregelmässiger gestalten sich die diesbezüglichen Verhältnisse in den folgenden Tabellen. In Tabelle 11 erreicht der Zuwachs in Zone II das Zweifache von Zone I, zeigt in III ein Sinken, um in IV und V wieder anzuschwellen; in Zone VI beginnt dann wiederum ein Sinken bis zur VIII. Zone. Dieselbe Unregelmässigkeit zeigen die Contractionsgrössen von Tabelle 11.

Vergleicht man den Zuwachs der einzelnen Zonen mit der entsprechenden Turgorausdehnung, so gelangt man zu der schon beim Hopfen besprochenen Thatsache, wonach Zonen mit gleichem Längenwachsthum weitgehende Differenzen in der Turgorausdehnung auf-

weisen und umgekehrt. In der eben citirten Tabelle 11 besitzen Zone I und VII gleichen Zuwachs, während die Turgordehnung von I diejenige von VII um mehr als das Doppelte überragt. Ein Vergleich von Zone II mit IV ergibt dasselbe; auch hier ist der Zuwachs gleich, die Turgorausdehnung in II aber doppelt so gross als in IV. In Zone I und V findet man umgekehrt dieselbe Turgorausdehnung, während die entsprechenden Zuwächse um das Doppelte differiren. Aehnlich verhalten sich die Zonen II und VII.

In Tabelle 10 besitzen die Zonen I und IV denselben Zuwachs bei grossen Differenzen in der Turgorausdehnung; Zone II und III verhalten sich umgekehrt.

Es ist ferner eine regelmässige, fast in allen Tabellen wiederkehrende Erscheinung, dass nicht selten in Zonen mit geringem Zuwachs die Turgorausdehnung viel grösser ist als in Zonen mit lebhaftem Längenwachsthum. In Tabelle 10 ist die Geschwindigkeit des Längenwachsthums in Zone IV doppelt so gross als in VIII, während hier die Turgorausdehnung viel grösser ist als in IV. Gleiches findet man bei den Zonen IV und V; V hat bei geringerem Zuwachs eine grössere Turgorausdehnung als IV.

Aus Tabelle 11 seien in dieser Hinsicht nur die Zonen IV und VII hervorgehoben; hier ist der Zuwachs in VII nur halb so gross, die Turgorausdehnung dagegen doppelt so gross als in IV. Gleiches gilt von den Zonen I und II. Wir müssen es in das Belieben des Lesers stellen, die diesbezüglichen Verhältnisse durch alle Tabellen hindurch zu verfolgen.

Dass auch Fälle vorkommen, in welchen die Zonen mit dem grösseren Zuwachs auch die grössere Turgorausdehnung besitzen, ist nach dem Vorausgehenden eigentlich selbstverständlich. In Zone VI (Tab. 13) ist nicht nur die Geschwindigkeit des Längenwachsthums, sondern auch die Turgorausdehnung doppelt so gross als in der vorausgehenden Zone V. Beim Vergleich von Zone III mit II und IV findet man Aehnliches. In Tabelle 12 sind in dieser Hinsicht vor Allem die Zonen I und IV hervorzuheben; auch hier ist in Zone I sowohl Turgorausdehnung wie Längenwachsthum grösser als in IV.

Eine weitere Verfolgung aller dieser Verhältnisse durch die einzelnen Tabellen halten wir für überflüssig. Aus dem Mitge-

theilten geht zur Genüge hervor, dass auch bei lebhaft wachsenden Blattstielen und den jüngsten Sprossinternodien von *Aconitum Lycoctonum* irgend eine gesetzmässige Beziehung zwischen dem Maass der Turgorausdehnung und der Geschwindigkeit des Längenwachstums nicht existirt. Wie beim Hopfen, so kann auch hier in Zonen mit gleichem Zuwachs die Turgorausdehnung höchst ungleich sein und umgekehrt. Sehr oft zeigt sich die an einigen Beispielen erläuterte Erscheinung, dass sich die Zuwachse zweier Zonen umgekehrt verhalten wie ihre Turgorausdehnungen.

c) Blattstiele von *Peucedanum officinale* und *Alchemilla vulgaris*. — Blütenstiele von *Actaea spicata* und *Aquilegia vulgaris*.

Nach den klaren und unzweideutigen Ergebnissen der beiden vorausgehenden Capitel beschränken wir uns darauf, aus unserem weiteren hierher gehörigen Untersuchungsmaterial eine kleine Zahl von Tabellen für beliebige andere Pflanzen zusammenzustellen. Es wiederholt sich überall die Thatsache, dass eine Proportionalität zwischen der Geschwindigkeit des Längenwachstums und der Grösse der Turgorausdehnung nicht existirt. Dass hierbei zunächst nur Zonen von anatomisch gleichartigem Bau, resp. mit demselben Grade der Gewebedifferenzirung miteinander verglichen werden dürfen, ist bereits am Schluss von Capitel a) näher auseinandergesetzt worden.

No. 15. Blattstiel von *Peucedanum officinale*.

Nummer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 36 stündigem Wachstum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	14	15,75	14	1,75	1,75	13	11,1
II	16	17,5	16,25	1,5	1,25	9,4	7,1
III	15	16,75	15,75	1,75	1	12	6
IV	15,5	17	15,5	1,5	1,5	9,7	9
V	15	15,75	14,75	0,75	1	5	6,4
VI	18,25	20	19	1,75	1	9,6	5
VII	15,75	16,5	15,75	0,75	0,75	4,7	4,5
VIII	16,5	17	16,25	0,5	0,75	3	4,4

No. 16. Blattstiel von *Peucedanum officinale*.

Numer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 36 stündigem Wachstum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	14,5	16,25	14,75	1,75	1,5	12	9,2
II	17,75	19,25	18	1,5	1,25	8,4	6,3
III	15	16,5	14,75	1,5	1,75	10	10,6
IV	14	15	14,25	1	0,75	7,1	5
V	15	15,5	14,75	0,5	0,75	3,3	4,8
VI	14	15,5	14,25	1,5	1,25	10,7	8
VII	13,5	13,5	13	0,0	0,5	0,0	3,7

No. 17. Blattstiel von *Peucedanum officinale*.

Numer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 48 stündigem Wachstum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	14,25	15,5	14,5	1,25	1	8,8	6,4
II	13	14,25	13,5	1,25	0,75	9,6	5,2
III	17,25	18,75	18,5	1,5	0,25	8,7	1,3
IV	17,5	19	18	1,5	1	8,6	4,2
V	17	18,25	17,5	1,25	0,75	7,4	4,1
VI	15	16,5	16	1,5	0,5	10,0	3
VII	17,5	18	17,5	0,5	0,5	2,8	2,8
VIII	17,5	19,25	18,5	1,75	0,75	10,0	3,8

No. 18. Blattstiel von *Alchemilla vulgaris*.

Numer der Zonen von der Blattbasis an. Zonenlänge = 5 mm	Länge der Zonen nach 24 stündigem Wachstum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	6	5,5	1	0,5	20	8,3
II	8	7,2	3	0,8	60	10
III	8	7,3	3	0,7	60	9
IV	9	7,5	4	1,5	80	16



No. 19. Blattstiel von *Alchemilla vulgaris*.

Nummer der Zonen von oben. Zonenlänge = 10 mm	Länge der Zonen nach 24 stündigem Wachstum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	13,5	12,5	3,5	1	35	7,4
II	12,5	12	2,5	0,5	25	4
III	11,5	10,5	1,5	1	15	9
IV	10,5	11	+ 0,5	0,5	5	+ 4,7

No. 20. Blattstiel von *Alchemilla vulgaris*.

Nummer der Zonen von oben. Länge der Zonen = 5 mm	Länge nach 24 stündigem Wachstum	Länge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	6,5	6	1,5	0,5	30	7,7
II	8,5	7,7	3,5	0,8	70	9,4
III	8	7,3	3	0,7	60	8,7
IV	8	7	3	1	60	12,5
V	8	7,5	3	0,5	60	6,2

No. 21. Blütenstiel von *Actaea spicata*.

Nummer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen.	Zonenlänge nach 20 stündigem Zuwachs	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	9,5	11	10,5	1,5	0,5	15,7	4,5
II	10,5	11,5	11	1	0,5	9,5	4,3
III	12,	13	12	1	1	8,3	7,7
IV	10,5	12	11,5	1,5	0,5	14,3	4,3
V	13,5	13,5	13,5	0,0	0,0	0,0	0,0
VI	12,5	14	13	1,5	1	12	7,1
VII	12,5	12,5	12,5	0,0	0,0	0,0	0,0

No. 22. Blütenstiel von *Actaea spicata*.

Numer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 20 stündigem Wachsthum	Länge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	9,5	11	10	1,5	1	15,8	9,0
II	10,5	11,5	11	1	0,5	9,5	4,3
III	11	13	11,5	2	1,5	18,2	11,5
IV	10,5	11	11	0,5	0,0	4,8	0,0
V	12,5	14,5	13,5	2	1	16	7,0

 No. 23. Blütenstiel von *Aquilegia vulgaris*.

Numer der Zonen von oben.	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 20 stündigem Wachsthum	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	13	15	13,75	2	1,25	15,4	8,3
II	13,5	16	14,75	2,5	1,25	18,5	8
III	14	16	14,5	2	1,5	14,3	9,4
IV	11	13	12	2	1	18,1	7,7
V	14,5	16,75	15,25	2,25	1,5	15,5	9
VI	11,5	14,75	13,5	3,25	1,25	28	8,5
VII	13,5	16	14,75	2,5	1,25	18,5	8

 No. 24. Blütenstiel von *Actaea spicata*.

Numer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 20 stündigem Zuwachs	Zonenlänge in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	13,5	15,25	14	1,75	1,25	13	8,2
II	16	19,25	18	3,25	1,25	20,3	6,5
III	16,5	19,5	17,5	3	2	18,2	10,3
IV	13,5	16,0	15	2,5	1	18,5	6,3

Unter den vorstehenden Tabellen haben wir in Tabelle 15 zwar ein Wachstumsmaximum, welches mit der Zone maximaler Turgorausdehnung (I) zusammenfällt; unmittelbar daneben figurirt aber die Thatsache, dass in Zone III der Zuwachs beinahe ebenso gross ist

als in I, während die Turgordehnung fast um die Hälfte hinter derjenigen von I zurückbleibt. Ein Zusammenfallen des grössten Zuwachses mit der maximalen Turgorausdehnung beobachtet man unter den vorstehenden Tabellen nur noch in 18 und 22; in allen übrigen Tabellen ist dies nicht der Fall. Tabelle 16 hat die grösste Contraction in III, den grössten Zuwachs dagegen in I. In Tabelle 19 liegt das Maximum der Turgorausdehnung in einer Zone (III) mit verhältnissmässig sehr geringem Zuwachs; dieser beträgt nicht einmal die Hälfte von dem in Zone I, während hier die Turgorausdehnung geringer ist als in III. Aehnliches findet man in Tabelle 20.

Tabelle 21 bietet die eigenthümliche Erscheinung, dass das Maximum der Turgorausdehnung in die Zone geringsten Zuwachses (III) fällt, wenn man von den beiden Zonen V und VII absieht, für welche die Messung weder Wachsthum noch Turgorausdehnung ergibt. Andererseits zeigt Zone I (Tab. 21) mit der grössten Wachsthumsgeschwindigkeit eine Turgorausdehnung, die dem Minimum in der Tabelle sehr nahe kommt.

Während in Tabelle 22 wiederum ein Zusammenfallen des maximalen Wachsthums mit der Zone grösster Turgorausdehnung (III) stattfindet, liegt die letztere in der folgenden Tabelle 23 in der Zone geringsten Zuwachses (III). In dieser Tabelle weichen übrigens die Contractionsgrössen wenig von einander ab, ebenso die Zuwachse mit Ausnahme von Zone VI; hier nimmt die Geschwindigkeit des Längenwachsthums erheblich zu bei einem Sinken der Turgorausdehnung.

Auch bei dieser Beobachtungsreihe halten wir ein Eingehen auf weitere Einzelheiten für überflüssig, denn schon aus dem Vorstehenden geht klar hervor, dass bei den hier aufgeführten Untersuchungsobjecten irgend eine regelmässig wiederkehrende Beziehung zwischen Turgorausdehnung und Längenwachsthum nicht zu constatiren ist.

## II. Localisirung des Längenwachsthums auf eine kurze Zone.

Nach den Ergebnissen der vorausgehenden Capitel finden die H. de Vries'schen Anschauungen über die Bedeutung des Turgors

für den Gang des Längenwachsthums in den Thatsachen keine Bestätigung. In der Einleitung wurde ausserdem gezeigt, dass auch die eigenen Resultate von H. de Vries nicht derart sind, um darauf die bekannten Behauptungen stützen zu können. Wo sich an der Verlängerung eines Organs eine verhältnissmässig lange Strecke von anatomisch gleichartigem Bau betheiligt, sind im Allgemeinen die Zuwachsgrössen der einzelnen Zonen von den Werthen der Turgorausdehnung ganz unabhängig.

Etwas anders scheinen nun die diesbezüglichen Verhältnisse in den Fällen zu liegen, in welchen das Längenwachsthum eines Organs auf eine relativ kurze Zone beschränkt ist, wie man dies beispielsweise bei den Wurzeln, den Internodien der Gramineen, Equiseten u. s. w. beobachtet. Hier kommt bekanntlich das intercalare Wachsthum durch Streckung einer unmittelbar über dem Knoten gelegenen Zone zu Stande, die wohl selten die Länge von 1 bis 2 cm überschreitet. Darüber hinaus ist die Gewebedifferenzirung bereits soweit vorgeschritten, dass ein Längenwachsthum aus rein mechanischen Gründen nicht mehr stattfinden kann; in gleicher Weise kann auch, wie schon hervorgehoben, eine Contraction der lebenden Zellen in der Plasmolyse wegen der von den todtten Elementen ausgehenden Widerstände nicht erfolgen oder doch nur einen geringen Grad erreichen.

Dieselbe Erscheinung lässt sich auch in manchen anderen Fällen, z. B. bei vielen Blüthenstielen, beobachten. In etwas vorgerückteren Entwicklungsstadien ist es hier nicht selten eine unmittelbar unter der Knospe gelegene Zone von geringer Ausdehnung, in welcher die todtten Elemente nur aus Ring- und Spiralgefässen bestehen, die den activ wachsenden Zellen keine erheblichen Widerstände entgegenzusetzen. Denn wie auch immer das Längenwachsthum zu Stande kommen mag, sobald dasselbe Widerstände zu überwinden hat, muss es bei hinreichender Grösse derselben abnehmen und schliesslich ganz zum Stillstand kommen. Der Einwand, dass hierin bis zu einem gewissen Grade eine Anerkennung der H. de Vries'schen Anschauungen liege, ist nicht unberechtigt. Wir sind mit H. de Vries der Ansicht, dass unter sonst gleichen Bedingungen durch eine Dehnung der Zellwände die Einlagerung von Substanz begünstigt wird; und insofern liegt in der Turgordehnung, von Reizwirkungen abgesehen, ein Factor, der auf das Längenwachsthum beschleunigend

einwirken muss. Hier aber handelt es sich nicht um eine Widerlegung oder Bestätigung dieser allgemeinen theoretischen Anschauung, sondern um eine Prüfung der Frage, ob der Turgordehnung gegenüber den anderen auf das Flächenwachsthum einwirkenden Factoren die von H. de Vries angenommene Bedeutung zukommt.

Wenn man nun die soeben kurz skizzirten vegetativen Sprosse und Blüthenstiele nach der Methode der vorausgehenden Capitel in Zonen von 10 bis 14 mm Länge eintheilt und deren Verlängerung nach 24- bis 36 stündigem Wachsthum bestimmt, so ist das letztere fast ausnahmslos in der I. Zone am grössten, um gleich in der folgenden Zone auf einen geringen Werth herabzusinken. Da auch die Contraction bei Aufhebung des Turgors in der Zone I den höchsten Werth erreicht, so haben wir hier wenigstens ein Zusammenfallen der grössten Turgorausdehnung mit dem Maximum des Zuwachses.

Dies zeigen beispielsweise ziemlich deutlich die drei folgenden Tabellen, die den Zuwachs und die Turgorausdehnung für das junge, auf die Primordialblätter folgende Sprossende von *Phaseolus multiflorus* wiedergeben.

No. 25.

Nummer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 18 stündigem Wachsthum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	14,75	21	19	6,25	2	42	9,5
II	16,25	19	17,75	2,75	1,25	17	6,6
III	15,5	15,5	15,5	0,0	0,0	0,0	0,0
IV	15,25	15,25	15,25	0,0	0,0	0,0	0,0

No. 26.

Nummer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 18 stündigem Wachsthum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	14	20	19	6	1	43	5
II	17	18	17	1	1	6	5,5
III	18	18	18	0	0	0	0

## No. 27.

Nummer der Zonen von oben	Anfangslänge der Zonen	Länge nach 18stündigem Wachsthum	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Zuwachs der Zonen	Contraction der Zonen	Zuwachs in %	Contraction in %
I	13,25	17	15,5	3,75	1,5	28,3	8,8
II	14,75	15	15	0,25	0	1,7	0
III	16	16	16	0	0	0	0

In den vorstehenden Tabellen besitzen die einzelnen Sprosszonen eine Länge von 14 bis ca. 17 mm. Wie man sieht, erstreckt sich in allen drei Fällen das Längenwachsthum über eine Region von höchstens 30 mm; dasselbe erreicht bei der vorliegenden Einteilung in der I. Zone den höchsten Grad; schon in der II. Zone macht sich eine bedeutende Abnahme bemerkbar, indem der Zuwachs in Tab. 25 von 42 auf 17, in Tab. 26 von 43 auf 6 und in Tab. 27 von 28 auf 1,7 % sinkt. Wie die anatomische Untersuchung lehrt, geht mit dieser schnellen Abnahme des Längenwachsthum eine entsprechende Zunahme in der Gewebedifferenzirung parallel. Nur in der I., ca. 14 mm langen Zone besteht der Spross noch aus jugendlichen Gewebeelementen, während in der folgenden Zone vor Allem die Ausbildung der Leitbündel schon ziemlich weit vorgerückt ist. Daher muss auch die Contraction der lebenden Zellen bei Aufhebung ihres Turgors in der I. Zone grösser ausfallen als in den folgenden.

Das Zusammenfallen des maximalen Längenwachsthum mit der grössten Turgorausdehnung ist daher in dem vorliegenden Fall eine Erscheinung, die sich mit Nothwendigkeit aus der grossen Verschiedenheit im anatomischen Bau der aufeinanderfolgenden Zonen ergibt. Es lassen sich daraus ohne Weiteres keinerlei Folgerungen über die causalen Beziehungen zwischen Längenwachsthum und Turgordehnung herleiten; dazu kommt es in erster Linie auf den Vergleich von Zonen an, die in anatomischer Hinsicht ziemlich übereinstimmen.

Um in den vorausgehenden Tabellen in der wachsthumfähigen Sprossregion wenigstens einigermaßen Zonen von anatomisch gleichartigem Bau zu bekommen, müsste man den Spross in viel kleinere, etwa 2 mm lange Zonen einteilen. Dann würden sich zweifellos dieselben Unregelmässigkeiten in den Beziehungen zwischen Turgor-

ausdehnung und Längenwachsthum herausstellen, wie bei den in Capitel a), b) und c) besprochenen Beispielen mit einer wachsenden Region von beträchtlicher Länge. Dass dem so ist, zeigen die vorausgehenden Tabellen eigentlich schon bei der vorliegenden Spross-eintheilung, besonders die Tabellen 25 und 26. Obgleich das Längenwachsthum (Tab. 25) beim Uebergang von Zone I zu II von 42 auf 17 % sinkt, ist die Turgorausdehnung in II nur ein Drittel kleiner als in I. In Tabelle 26 besitzt die II. Zone sogar eine grössere Turgorausdehnung als I, während ihr Zuwachs im Vergleich zu dem von I sehr klein ist. Mag nun in diesem Falle auch ein Messungsfehler mit in Frage kommen, so kann derselbe doch nicht die bedeutende Turgordehnung in Zone II zum Verschwinden bringen.

Nun wäre aber die soeben hervorgehobene Spross-eintheilung in 2 mm lange Zonen ziemlich werthlos, weil man damit Contractionsgrössen erhalten würde, die kleiner sind als die unvermeidlichen Messungsfehler. Uebrigens können wir in dieser Hinsicht auf die von Wortmann für das Epikotyl von *Phaseolus multiflorus* mitgetheilten Tabellen verweisen<sup>1)</sup>, welche den Zuwachs und die Turgordehnung bei einer Eintheilung in 5 mm lange Zonen enthalten. Keine dieser Tabellen zeigt eine Proportionalität zwischen Turgorausdehnung und Längenwachsthum, und nur in den beiden letzten Tabellen fällt das Wachsthumsmaximum in die Zone grösster Turgorausdehnung. Eine Besprechung weiterer hierher gehöriger Beispiele würde zwecklos sein, da dieselben zur Lösung vorliegender Fragen keine bestimmten Anhaltspunkte zu liefern vermögen.

Dagegen ergeben sich betreffs der causalen Beziehungen zwischen Turgordehnung und Längenwachsthum aus unseren Untersuchungen an Wurzeln ganz werthvolle Folgerungen. Das Längenwachsthum der Wurzeln ist bereits so oft verfolgt worden, dass wir in dieser Hinsicht erneute Untersuchungen unsererseits für überflüssig halten konnten. Wir verweisen vor Allem auf die grundlegenden Untersuchungen von Sachs<sup>2)</sup>, welche darthun, dass z. B. das Wachsthum bei Keimwurzeln von *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus* u. s. w. auf eine Region von höchstens 7—10 mm beschränkt ist. Bei einer

1) Bot. Zeit. 1889, p. 237.

2) J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Institute in Würzburg, Bd. I.

Eintheilung der Wurzel in 1 mm lange Zonen liegt das Wachsthummaximum der Regel nach in der 3. oder 4. Querzone hinter dem Vegetationspunkt; schon in der 5. Zone zeigt dasselbe eine bedeutende Abnahme, um oft schon in einer Entfernung von 7—8 mm hinter der Spitze auf Null zu sinken.

Diese Zuwachsverhältnisse gewinnen erst ein besonderes Interesse, wenn man sie mit der Turgordehnung in den verschiedenen Zonen lebhaft wachsender Wurzeln vergleicht. Zu diesem Zwecke theilten wir in Sägemehl gezogene Keimwurzeln vermittelst feiner Glasnadeln in Zonen von ca. 6—9 mm ein, um darauf durch Vornahme der Plasmolyse in 12 % Kochsalzlösung die Contractionsgrösse dieser Zonen zu bestimmen. Um den Einfluss der Messungsfehler möglichst zu reduciren, mussten wir auf eine Eintheilung in noch kleinere Zonen verzichten. Es ist für das schliessliche Ergebniss gleichgültig, ob man die Wurzeln direct nach ihrer Entfernung aus dem Sägemehl zu den Versuchen verwendet oder sie zuvor durch einen mehrstündigen Aufenthalt in Wasser in den höchstmöglichen Grad der Turgescenz zu versetzen sucht. Die folgenden Tabellen werden über die hier in Frage kommenden Verhältnisse hinreichend orientiren.

No. 28. Phaseolus multiflorus.

Numer der Zonen von der Wurzel- spitze an	Zonenlänge im turgescenten Zustand	Länge in der Plasmolyse	Contraction der Zonen	Contraction in %
I	7,25	6	1,25	17,2
II	6,75	5,5	1,25	18,5
III	7,75	7,5	0,25	3,2
IV	8,75	8,5	0,25	3
V	8,25	8,25	0,0	0,0

No. 29. Phaseolus multiflorus.

Numer der Zonen von der Wurzel- spitze an	Zonenlänge im turgescenten Zustand	Zonenlänge in der Plasmolyse	Contraction der Zonen	Contraction in %
I	6,25	5,5	0,75	12
II	7,25	6	1,25	17,2
III	8,25	8	0,25	3

24\*



No. 30. *Phaseolus multiflorus*.

Numer der Zonen von der Spitze an	Zonenlänge im turgescenten Zustand	Länge in der Plasmolyse	Contraction der Zonen	Contraction in %
I	7	5,75	1,25	17,9
II	8	7	1	12,5
III	8,5	8	0,5	6,25
IV	8,5	8	0,5	6,25

No. 31. *Phaseolus multiflorus*.

Numer der Zonen von der Spitze an	Zonenlänge im turgescenten Zustand	Länge in der Plasmolyse	Contraction der Zonen	Contraction in %
I	6,5	5,5	1	15,4
II	8,25	7,25	1	12,2
III	10	9,25	0,75	7,5

No. 32. *Vicia Faba*.

Numer der einzelnen Zonen von der Spitze an	Zonenlänge im turgescenten Zustand	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Contraction der einzelnen Zonen	Contraction in %
I	9	7,5	1,5	16,6
II	9	8	1	11,1
III	9,75	9	0,75	7,7

No. 33. *Vicia Faba*.

Numer der einzelnen Zonen von der Spitze an	Zonenlänge im turgescenten Zustand	Länge der Zonen in der Plasmolyse	Contraction der einzelnen Zonen	Contraction in %
I	8,5	7	1,5	17,6
II	7	6	1	14,3
III	8,75	7,5	1,25	14,3
IV	9,75	9,5	0,25	2,7
V	10,75	10,5	0,25	2,4

Zur Erläuterung der vorstehenden Tabellen genügt die Bemerkung, dass die Numerirung der Zonen von der Wurzelspitze aus beginnt und dass in der letzten senkrechten Columnne die Grösse der Turgordehnung in Procenten wiedergegeben ist.

In Tabelle 28 zeigt die erste, 7,25 mm lange Zone eine Turgordehnung von 17,2 %; in der darauffolgenden Zone von 6,75 mm Länge beträgt diese Dehnung 18,5 %. Nun ist es nach den vorliegenden Untersuchungen mehr als wahrscheinlich, dass das Längenwachsthum nicht über die erste, 7,25 mm lange Zone hinausgeht. Nach dem in Tabelle 28 mitgetheilten Beispiel kommt also das Längenwachsthum in einer Region zum Stillstand, in welcher die Turgordehnung dieselbe Höhe besitzt, wie in der Zone lebhaften Wachsthum.

Zu demselben Ergebniss führt eine Betrachtung der folgenden Tabellen. In Tabelle 30 ist die erste, 7 mm lange Zone durch eine Turgordehnung von 17,9 % ausgezeichnet, während die darauffolgende, wahrscheinlich nicht mehr wachsende Zone noch die beträchtliche Dehnung von 12,5 % aufweist. Aehnlich liegen die Verhältnisse in Tabelle 31. Hier sowohl wie in den Tabellen 32 und 33 zeigt auch die Zone III noch eine erhebliche Turgordehnung, obgleich in dieser Zone das Längenwachsthum zweifellos gänzlich erloschen ist. In Tabelle 33 erstreckt sich sogar die Turgordehnung fast in gleicher Höhe über eine Zone von 24 mm Länge.

Nach unseren Versuchen ist im Allgemeinen die Turgordehnung in der ersten, ca. 7 mm langen Zone etwas grösser als in der darauffolgenden, nicht mehr wachsenden Zone; nicht selten kommt aber auch das Umgekehrte vor, wie z. B. die Tabellen 28 und 29 zeigen.

Die hier besprochenen experimentellen Ergebnisse erfahren durch die anatomische Untersuchung eine wesentliche Ergänzung. Danach besteht bei lebhaft wachsenden Wurzeln die ganze ca. 7 mm lange Spitze aus zartwandigem Parenchym; erst in der folgenden Zone, in der zwar das Längenwachsthum aufhört, aber die Turgordehnung in gleicher Höhe bestehen bleibt, stellen sich die ersten Ring- und Spiralgefässe ein. In den weiter rückwärts gelegenen Zonen erfährt dann mit der Ausbildung der Tüpfelgefässe auch die Turgordehnung eine bedeutende Abnahme.

Es lässt sich also nicht nur an oberirdischen Organen, sondern auch an Wurzeln der schlagende Beweis liefern, dass die Turgor-

dehnung in erster Linie von dem Grade der Gewebedifferenzirung abhängt. Die Turgordehnung verschwindet nicht, wie H. de Vries meint, indem sie durch Intussusceptionswachsthum beseitigt wird, vielmehr vermögen sich die activ wachsenden Zellen wegen ihrer Verbindung mit todtten, widerstandsfähigen Elementen nur noch in geringem Maasse oder gar nicht mehr zu contrahiren. Führt man die Plasmolyse erst nach der Isolirung der activ wachsenden Zellen aus, so bekommt man in der Regel auch eine beträchtliche Contraction, wie jeder Versuch an isolirten Markgewebeeeylindern aus der ausgewachsenen Sprossregion von *Sambucus racemosa*, *Helianthus annuus*, *Inula Helenium* u. s. w. zeigt.

Dass in gleicher Weise, wie die Turgorausdehnung, auch das Längenwachsthum mit dem Fortschreiten der Gewebedifferenzirung abnehmen und schliesslich ganz aufhören muss, ist selbstverständlich und überdies bereits früher ausführlich dargelegt worden. Wie aber gerade die Wurzeln beweisen, braucht das Längenwachsthum durchaus nicht etwa umgekehrt beim Vorhandensein einer grossen Turgorausdehnung fortzudauern; es kann bereits in Zonen mit relativ zartwandigen Elementen aufhören, in welcher die Dehnung der Zellwände denselben Werth besitzt wie in der Zone lebhaften Wachstums. Da also in dem Gang des Längenwachstums ganz unabhängige Aenderungen eintreten können, so lässt sich daraus in Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der vorausgehenden Capitel die Folgerung ziehen, dass das Längenwachsthum der Organe von Factoren abhängig ist, denen gegenüber die Turgordehnung in den Hintergrund tritt.

### III. Schluss.

Mit den vorausgehend erörterten Untersuchungsergebnissen glauben wir den sicheren Nachweis geführt zu haben, dass die in manche Lehrbücher übergegangene Sachs-H. de Vries'sche Wachstumslehre unhaltbar ist. Die von H. de Vries angenommene Proportionalität zwischen Turgordehnung und Längenwachsthum ist in Wirklichkeit nicht vorhanden. Dies zeigen in besonders klarer

Weise alle diejenigen Objecte, an deren Verlängerung sich eine lange Strecke von anatomisch gleichartigem Bau theiligt; wie wir sahen, besitzen hier Zonen mit gleichem Zuwachs eine höchst ungleiche Turgorausdehnung und umgekehrt.

Wenn in Fällen, in welchen der Zuwachs auf eine Region von geringer Länge localisirt ist, auch die grösste Turgorausdehnung in dieser Zone liegt, so ist dies, wie gezeigt wurde, eine Erscheinung, die sich mit Nothwendigkeit aus der Verschiedenheit in dem Grade der Gewebedifferenzirung der aufeinanderfolgenden Zonen ergibt. In der Geschwindigkeit des Längenwachsthumts treten ganz unabhängig von der vorhandenen Turgorausdehnung weitgehende Aenderungen ein. Wie an Keimwurzeln von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* gezeigt wurde, kann das Längenwachsthum sogar in einer Region zum Stillstand kommen, in welcher die Turgordehnung nicht selten die gleiche Höhe besitzt, wie in der Zone maximalen Wachsthumts.

Die Erscheinung, dass das Längenwachsthum trotz des Vorhandenseins einer beträchtlichen Turgordehnung aufhört, zeigt sich auch an oberirdischen Organen, so z. B. an lebhaft wachsenden Blattstielen von *Aconitum Lycoctonum*. Hier erlischt das Längenwachsthum in einer Region, die in der Plasmolyse noch eine erhebliche Contraction erfährt. — Auch das entgegengesetzte Verhalten lässt sich bei vielen Organen beobachten. So zeigen beispielsweise die in den Tabellen 3 und 5 aufgeführten Hopfensprosse in den unteren Zonen oft einen Zuwachs von 10 bis 30 %, ohne in der Plasmolyse eine Contraction zu erfahren. Daraus lässt sich natürlich bei der hier befolgten Untersuchungsmethode nicht die Folgerung ziehen, dass das Wachsthum ohne jede Dehnung der Wände vor sich gegangen sei. Bei einer 18- bis 36stündigen Versuchsdauer kann das Wachsthum theilweise auch zu einer Zeit stattgefunden haben, in welcher noch eine nachweisbare Turgordehnung vorhanden war. Da hiermit jedoch nicht die ganze Erscheinung erklärt ist, so bleibt die Thatsache bestehen, dass ein lebhaftes Längenwachsthum möglich ist ohne nennenswerthe Zellwanddehnung.

Unter Hinweis auf die diesbezüglichen Ausführungen in der Einleitung sei hier nochmals hervorgehoben, dass eine exacte, allgemeingültige Lösung der Frage nach der Bedeutung der Turgor-

dehnung für das Flächenwachsthum der Zellmembranen nicht in unserer Absicht lag. Unter Benutzung eines Materials, welches aus so ungleichwerthigen Zellen aufgebaut ist, wie Blattstiele, Sprosse u. s. w., ist ein solches Ziel überhaupt nicht zu erreichen. Durch diese Einschränkung wird indessen die Tragweite unserer Untersuchungen in Bezug auf den behandelten Gegenstand nicht berührt; denn es kommt hier nur auf eine Prüfung der extremen Anschauungen von H. de Vries an, und dazu genügt das benutzte Untersuchungsmaterial. Nach den mitgetheilten Resultaten ist unseres Erachtens wenigstens an der Thatsache nicht zu zweifeln, dass die Geschwindigkeit des Längenwachsthums von Factoren abhängt, denen gegenüber das Maass der Turgordehnung von untergeordneter Bedeutung ist.

Was nun, vom Material abgesehen, die Untersuchungsmethode selber betrifft, so sind die wesentlichsten Fehler derselben Messungsfehler; über die Grösse derselben orientirt man sich am einfachsten, indem man an denselben Objecten von verschiedenen Beobachtern Messungen ausführen lässt. Diese stimmen niemals vollkommen miteinander überein; die Abweichungen betragen jedoch pro Zone selten mehr als 0,25 mm. Da die Anfangslänge der Zonen ca. 10 mm beträgt, so erreicht der Messungsfehler bei Angabe des Zuwachses in Procenten einen Werth von 2,5. Ein Blick auf die vorausgehenden Tabellen genügt, um einzusehen, dass dieser Fehler in Bezug auf die Bestimmung der Zuwachsgrössen keine erhebliche Rolle spielen kann, denn bei einer Verlängerung von 20—60 % ist es gleichgültig, ob man die Zuwachsgrössen der aufeinanderfolgenden Zonen gegenseitig um 2,5 % ändert.

Anders gestalten sich allerdings diese Verhältnisse hinsichtlich der viel geringeren Contractionsgrössen in der Plasmolyse. Aenderungen von 2,5 % können hier das Bild der Turgordehnungen der einzelnen Zonen vollständig ändern. Dieses Moment könnte jedoch nur von Bedeutung sein, wenn die Messungsfehler einseitig wären und zwar so, dass ihre Eliminirung stets zu Gunsten der H. de Vries'schen Anschauungen ausfallen würde. Dass dies nicht der Fall ist, liegt auf der Hand. Die Beseitigung der Messungsfehler führt zwar zu anderen Werthen, allein die Regellosigkeit zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit des Längenwachsthums bleibt bestehen.

Wir haben es für zweckmässig gehalten, uns im Vorausgehen-  
den nicht bloss auf eine einfache Mittheilung unserer Versuchs-  
ergebnisse zu beschränken, sondern ausserdem kurz darzulegen, dass  
H. de Vries in seinen Folgerungen die nach seinen Versuchen zu-  
lässige Grenze überschritten hat. Bei dieser Gelegenheit wurde  
auch schon darauf hingewiesen, dass selbst beim Vorhandensein einer  
Proportionalität zwischen Turgorausdehnung und Längenwachsthum  
die Frage nach den causalen Beziehungen dieser Erscheinungen noch  
keineswegs entschieden sei. H. de Vries nimmt ein Causalitäts-  
verhältniss an, das mit seinen sonstigen Anschauungen über den  
Gang des Längenwachsthums schwer in Einklang zu bringen ist.  
Nach seiner Darlegung besitzen nämlich alle Zonen in der streckungs-  
fähigen Region eines Organs nahezu denselben Turgor (l. c., p. 120),  
nur die Turgorausdehnung variirt, weil die Zellwände, sei es wegen  
ungleicher Qualität oder ungleicher Dicke, in den einzelnen Zonen  
ungleich gedehnt werden müssen, bis ihre Spannung dem osmotischen  
Druck das Gleichgewicht hält. H. de Vries ist nun bekanntlich  
von der Vorstellung beherrscht, dass die Grösse dieser Turgoraus-  
dehnung in ganz hervorragendem Maasse die Geschwindigkeit der  
Intussusception resp. des Längenwachsthums bedingt; nach seinen  
Anseinandersetzungen ist aber auch umgekehrt das Maass der Turgor-  
dehnung ganz wesentlich, um nicht zu sagen ausschliesslich, von  
der Art und Weise der Intussusception abhängig. Dies folgt klar  
aus der Behauptung p. 98, wonach ein Theil der Turgorausdehnung  
durch Wachsthum nachgeholt werden soll. In Uebereinstimmung  
hiermit findet sich p. 5 ausführlich dargelegt, dass Längenwachsthum  
durch Intussusception ohne äusserlich messbare Verlängerung eines  
Organs möglich sei. „Dieser Fall, der meines Wissens bisher fast  
nie beobachtet worden ist, scheint in der Natur ganz allgemein vor-  
zukommen. Jede turgescende Sprosszelle muss diesen Zustand durch-  
machen, bevor sie den ausgewachsenen Zustand erreicht. Denn sie  
verliert ihre Turgorausdehnung, ohne sich zu verkürzen.“ Bei un-  
verändertem Turgor kann eine Zelle, ohne sich zu verlängern, ihre  
Turgorausdehnung nur verlieren, wenn während oder in Folge der  
Intussusception die Dehnbarkeit der Membranen allmählich so herab-  
gesetzt wird, dass der hydrostatische Druck des Zellinhaltes keine  
messbare Dehnung mehr zu erzielen vermag. Wir sehen hier also  
nach den eigenen Darlegungen von H. de Vries eine selbstständige

Aenderung in dem Gang der Intussusception resp. in der Geschwindigkeit des Längenwachsthumts eintreten, die von der vorhandenen Turgordehnung unabhängig ist. Die Abnahme in der Dehnbarkeit und damit auch in der Turgorausdehnung der Zellwände ist nicht etwa die Ursache der Wachsthumtsverminderung, sondern umgekehrt eine Begleit- oder Folgeerscheinung der veränderten Intussusception.

Das entgegengesetzte Verhalten der Zellen wird von H. de Vries zwar nicht erörtert, man gelangt jedoch zu demselben Ergebniss, wenn man eine Zelle betrachtet, die aus dem Zustand der Ruhe wiederum zu neuem Wachsthum übergeht. Es ist dies ja eine im Pflanzenreich sehr verbreitete Erscheinung, die sich beispielsweise im Verdickungsring unserer Bäume jedes Jahr wiederholt; ausserdem sei hier noch an die Korkbildung in der Rinde, an die Anlage neuer Organe u. s. w. erinnert.

Die Zellen des Verdickungsringes vieler Bäume sind während der Ruheperiode durch ziemlich dicke Radialwände ausgezeichnet, deren Turgordehnung eine sehr geringe ist. Sobald nun das Wachsthum wiederum beginnt und lebhafter wird, beobachtet man auch eine Veränderung der fraglichen Radialwände; dieselben werden vor Allem dünner und wahrscheinlich auch wasserreicher, womit nothwendig bei gleichbleibendem Turgor eine Steigerung in der Turgorausdehnung verbunden sein muss. H. de Vries wird nun zweifellos den Beginn und die Zunahme des Wachsthumts, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch in hohem Maasse von der Zunahme dieser Turgordehnung abhängig sein lassen.

Wie aber kommt diese Veränderung der Zellmembranen zu Stande? Mit einer Steigerung des Turgors gelangt man aus naheliegenden Gründen nicht zum Ziele, ganz abgesehen davon, dass eine solche Turgorsteigerung in nennenswerther Weise thatsächlich nicht eintritt. Es liegt also auch hier die Annahme nahe, dass wenigstens in vielen Fällen die Aenderung in der Qualität der Zellmembran mit dem Beginn der Intussusception eintritt und von dieser herbeigeführt wird. Die allmählich eintretende grössere Turgordehnung ist somit nicht die Ursache, sondern die Folge des stärkeren Wachsthumts.

Will man diese Folgerung nicht gelten lassen, so bleibt nichts Anderes übrig als anzunehmen, dass die Zellwände in ihrer Structur

von Seiten des lebenden Plasmas, sei es durch Ausscheidung von Fermenten oder in anderer Weise, verändert werden. Solche, hier nicht weiter zu erörternde Fälle kommen thatsächlich vor, wie die Beobachtung beweist, wonach die fragliche Qualitätsänderung der Zellwände zuweilen schon vor dem Beginn des Wachsthum eintritt. Allein wir wissen zur Zeit nichts Bestimmtes darüber, welche Momente in dieser Qualitätsänderung der Zellmembranen für den Beginn und die allmähliche Zunahme des Flächenwachsthum in erster Linie von Bedeutung sind. Dass dies die Steigerung in der Turgordehnung sei, hat bei der Annahme von Intussusception von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich und steht ausserdem mit unseren Untersuchungsergebnissen in Widerspruch.

Nun fragt es sich, in welcher Weise das Flächenwachsthum der Zellwände zu Stande kommt, ob hier die Annahme von Intussusception gestattet ist. Dass die nachträgliche Dickenzunahme der Zellwände, von der Lamellenbildung abgesehen, auf Intussusception beruht, ist für verschiedene Fälle über jeden Zweifel sicher gestellt<sup>1)</sup>. Dasselbe lässt sich von dem Flächenwachsthum behaupten<sup>2)</sup>; wir erinnern hier nur an die weitverbreiteten Wachsthumsvorgänge, die mit einem Gleiten der Zellen aufeinander verbunden sind<sup>3)</sup>. Diese Wachsthumprocesse, die sich hauptsächlich während der Gewebedifferenzirung abspielen, sind ohne Intussusception nicht denkbar. Die hiergegen erhobenen Einwände lassen die im Gleiten liegenden Momente gänzlich unberücksichtigt und sind daher schon aus diesem Grunde hinfällig. Wenn nun aber das individuelle Wachsthum der einzelnen Zellen auf Intussusception beruht, so muss dasselbe auch von der Längenzunahme des ganzen Organs gelten, die ja durch Wachsthum der einzelnen Zellen zu Stande kommt.

Die Anhänger der Apposition befinden sich in einem grossen

---

1) C. Correns, Ueber Dickenwachsthum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen. Dissert., München 1889.

2) G. Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XVIII, p. 390 ff.

3) G. Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebekonstruktion der Gefässpflanzen, Berlin 1886. Siehe auch: Schwendener und Krabbe, Orientirungstorsionen der Blätter und Blüten. Abhandl. der Kgl. Preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin, 1892, p. 60.



Irrthum, wenn sie glauben, in der befriedigenden physikalischen Erklärung des Flächenwachstums den Vertretern der Intussusception voraus zu sein. — Zunächst ist es Thatsache, dass fast sämtliche in Wasser löslichen Stoffe in die Zellwand einzudringen vermögen, und dass hier eine grosse Zahl fremdartiger Substanzen eingelagert wird. Die Annahme, dass auch das Material für das Flächenwachstum eingelagert werde, steht daher mit einer Anzahl analoger Vorgänge in vollem Einklang, während für die Apposition bis jetzt nicht einmal Wahrscheinlichkeitsgründe vorgebracht sind. Denn die Thatsache, dass bei manchen Algen die äusseren Lamellen zu wachsen aufhören und gesprengt werden, giebt über das Verhalten der inneren Schichten nicht den geringsten Aufschluss.

Dazu kommt noch, dass auch die Anhänger der Apposition ohne Zuhülfenahme des lebenden Protoplasmas nicht zum Ziele kommen. Da die Dehnung der Zellwände innerhalb der Elasticitätsgrenze liegt, so ist eine dauernde Verlängerung eines Organs nur durch eine fortgesetzte Dehnbarkeitsänderung der Zellwände zu erzielen. Von Lösungsprocessen an der Membranoberfläche abgesehen, kann das lebende Plasma auf die Structur der Zellwände nur einwirken durch Ausscheidung von Stoffen, die in die Membranen eindringen und hier ihre spezifische Wirkung ausüben. Derartige Processe sind nun keineswegs unmöglich, es sind sogar, wie schon betont, Fälle bekannt<sup>1)</sup>, in welchen sie eine Rolle spielen; wenn man hieraus jedoch irgend welche Folgerungen hinsichtlich des Wachstumsmodus ziehen will, so sprechen sie zunächst mehr für Intussusception als für Apposition. Denn wenn die vom Plasma ausgeschiedenen Substanzen, welche die Structur der Wände verändern, in diese eindringen können, warum soll dies beim Wachsthumsmaterial nicht möglich sein?

Aus der Annahme einfacher Zellwanddehnung, verbunden mit Anlagerung neuer Membrantheilchen, ergeben sich ausserdem verschiedene Consequenzen, die man fast ganz unbeachtet gelassen hat. So müssen z. B. bei dem angegebenen Wachstumsmodus Zellwände entstehen, die aus Lamellen oder Molecularschichten von ungleicher Spannung aufgebaut sind. In Geweben muss diese Spannung in der Mitte einer Trennungswand zweier Zellen am grössten sein, um nach beiden Seiten hin allmählich auf Null zu sinken. Da sich

---

1) G. Krabbe, *Das gleitende Wachsthum etc.*, p. 56.

nun bei Aufhebung des Turgors die mittleren Zellwandpartien entsprechend ihrer grösseren Dehnung auch stärker zu contrahiren suchen, so müssen sich alle Zellwände in Falten legen, um so mehr, als die Turgordehnung in der wachsthumsfähigen Region oft mehr als 10 % beträgt. Von diesen und anderen Erscheinungen ist jedoch in der Regel nichts zu beobachten.

Beruhet das Flächenwachsthum der Zellwände, worüber unseres Erachtens kein Zweifel bestehen kann, auf Intussusception, so ist eigentlich von vornherein klar, dass die Turgordehnung nicht die von H. de Vries angenommene Bedeutung besitzen kann. Die Bildung des Wachsthumsmaterials, die Beförderung desselben in die Zellwand, seine chemische Umwandlung und Einfügung in das vorhandene Zellwandgerüst bilden in erster Linie diejenigen Momente, die den Gang des Flächenwachsthums bestimmen. Da es ausserdem als ziemlich feststehende Thatsache betrachtet werden darf, dass die genannten Processe ohne die directe Mitwirkung des lebenden Protoplasmas nicht vor sich gehen, so ist hiermit ein Factor gegeben, dessen Bedeutung für die Geschwindigkeit des Flächenwachsthums einstweilen schwer zu beurtheilen ist.

Schliesslich sei noch in Kürze darauf hingewiesen, dass H. de Vries sich nicht bloss auf seine speciellen Untersuchungsergebnisse stützt, sondern für seine Anschauungen auch Gründe allgemeiner Natur anführt. So heisst es z. B. p. 3, l. c.: „Wie wichtig dieser Turgor für das Wachsthum ist, geht am klarsten daraus hervor, dass er eine ganz allgemeine Eigenschaft wachsender Pflanzentheile ist.“ Der Turgor repräsentirt eine noch viel allgemeinere Erscheinung, er ist bekanntlich nicht bloss eine Eigenschaft wachsender, sondern auch ausgewachsener Pflanzenzellen, sofern sie lebend bleiben. Würde der Turgor eine so hervorragende Rolle für das Flächenwachsthum spielen, so dürfte man wohl eine Aenderung desselben mit dem Aufhören des Wachsthums erwarten. Der Turgor bleibt jedoch in der alten Höhe bestehen, auch in Zellen, die nachweisbar nie mehr wachsen und durch den Turgor auch nicht vor dem Zusammendrücken durch die Nachbarzellen geschützt zu werden brauchen. Es genügt hier an die Zellen des Holzparenchyms und der Holzmarkstrahlen der meisten Bäume zu erinnern. In diesen wie in vielen anderen Fällen hat der Turgor weder für das Flächenwachsthum

noch für die Festigkeit der Zellen eine Bedeutung. Der Turgor ist eine allgemeine Eigenschaft aller lebenden Zellen, während das Flächenwachsthum der Zellwände eine vorübergehende, nur einem bestimmten Entwicklungsstadium angehörende Erscheinung repräsentirt. Da nun die Zellwände in diesem Stadium durchweg zart und weich sind, so muss auch ihre Dehnung grösser sein als im ausgewachsenen Zustande der Zellen. Dasselbe gilt von den verschiedenen Zonen eines in die Länge wachsenden Organs; da die Region lebhaften Wachsthums zarte und weiche Zellwände besitzt, so muss das Längenwachsthum nothwendig von einer Turgordehnung begleitet sein. Welchen Einfluss die Qualität der Zellwände auf die Geschwindigkeit des Längenwachsthums ausübt, entzieht sich einstweilen einer sicheren Beurtheilung. Nur so viel steht fest, dass die Einlagerung neuer Theilchen um so leichter erfolgen kann, je weicher die Membranen sind. Es ist ferner klar, dass für eine bestimmte Verlängerung eines Organs um so weniger Wachsthumsmaterial erforderlich ist, je kleiner der Querschnitt der Zellwände in der streckungsfähigen Region.

Die Turgordehnung ist für das Wachsthum nur insofern eine nothwendige Bedingung, als ohne dieselbe die Pflanzen in der streckungsfähigen Region nicht diejenige Festigkeit besitzen würden, die für eine normale Längenzunahme erforderlich ist. Wir wollen dem noch kurz hinzufügen, dass viele Organe in der Turgordehnung ihrer Wände auch ein Mittel besitzen, um den durch Transpiration herbeigeführten Wasserverlust innerhalb bestimmter Grenzen ohne Schaden ertragen zu können. Da die frei exponirten, jungen Sprosse gewöhnlich keine besonderen Schutzvorrichtungen gegen Transpiration besitzen, so würden sie bei einigermassen lebhafter Transpiration sofort zu welken anfangen, wenn sie nicht in Folge der beträchtlichen Turgordehnung der Wände ein erhebliches Wasserquantum abgeben könnten, ohne ihre Turgescenz zu verlieren. Nehmen wir z. B. einen Spross von 5 mm Durchmesser, der in seinem oberen Theil von 110 mm Länge eine Turgordehnung von 10 mm besitzt, so kann derselbe bis zur Beseitigung des Turgors  $2,5^2 \times 3,14 \times 10 = 196,25$  cmm Wasser abgeben. Wenn nun auch ein Erschlaffen bereits vor Eintritt dieses Grenzfalles erfolgt, so können die wachsenden Sprosse in Folge ihrer Turgordehnung doch eine nicht unerhebliche Wassermenge abgeben, ohne zu welken.

Wir fassen das Hauptergebniss vorliegender Untersuchung nochmals kurz folgendermassen zusammen:

Die Sachs-H. de Vries'sche Wachstumslehre ist unhaltbar.

In der Dehnung der Zellwände durch den Turgor liegt ein Moment, welches auf den Gang des Flächenwachstums nicht ohne Einfluss sein mag; im Wesentlichen wird jedoch die Geschwindigkeit des Längenwachstums von Factoren bestimmt, denen gegenüber die Turgordehnung von geringer Bedeutung ist.

---

# Ueber die Bildung von Harzen und ätherischen Oelen im Pflanzenkörper.

Von

**A. Tschirch.**

---

In dem Programm, welches ich s. Z. für meine Reise nach Indien aufgestellt hatte, befand sich als erster Punkt: „Untersuchungen über die Secrete der Pflanzen“. Die in Buitenzorg und Peradeniya begonnenen, in Berlin und Bern fortgesetzten Untersuchungen sind nunmehr zu einem gewissen Abschlusse gelangt, so dass im Folgenden über die Ergebnisse kurz berichtet werden mag.

Um einen Einblick in die Harzbildung im Pflanzenkörper zu erhalten, war es zuvörderst nöthig, den Begriff „Harz“ chemisch zu definiren. Als was die Harze im chemischen Sinne zu betrachten sind, war bisher nicht ganz klar. Ausgenommen einige wenige Untersuchungen über das Podocarpusharz, die Abietineenharze, den Styrax u. A. und der Kalischmelze unreiner Gemische lagen Untersuchungen, welche mehr als die empirische Formel von Körpern fraglicher Reinheit feststellten, nicht vor. Durchmustert man die Literatur der Harze, so findet man freilich zahlreiche Angaben über Bestandtheile, die in Harzen gefunden wurden, aber alle diese, meist gut charakterisirten Körper waren quantitativ in geringer Menge darin nachgewiesen worden, die Hauptmasse der meisten Harze war nach wie vor in chemischer Hinsicht ungenügend definirt. Nur die Löslichkeitsverhältnisse sind bei diesen studirt worden und haben zu der provisorischen Aufstellung von  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -Harzen geführt, die, durch ihre Löslichkeit allein unterschieden, sicher zum grössten Theile wieder Gemische darstellten. Auf diesem Wege war also nicht zum Ziele zu kommen.

Die in der chemischen Praxis geübte Methode bei der Feststellung der Reinheit der Harze auch die „Verseifungszahl“ zu ermitteln, brachte mich auf die Vermuthung, dass wir auch in den festen Harzen Ester vor uns haben möchten, waren doch flüssige Ester längst darin nachgewiesen worden. Der Weg der Untersuchung war damit gegeben. Die von den flüssigen Estern, den Kohlenwasserstoffen und Aldehyden in geeigneter Weise befreiten, festen Harzrückstände wurden verseift. Diese Verseifung, die bei den flüssigen Estern meist sehr schnell verläuft, war bei den festen Harzestern eine sehr langwierige, oft mehrere Wochen, ja Monate in Anspruch nehmende Arbeit, die auch nicht durch Anwendung von Natriumalkoholat beschleunigt werden konnte. Die in meinem Laboratorium von den Herren Lüdy, Oesterle, Trog und Conrady ausgeführten Versuche, über deren Einzelheiten an anderer Stelle <sup>1)</sup> ausführlich berichtet werden soll, haben ergeben, dass in der That in allen bisher untersuchten Fällen Ester oder Aether vorliegen.

Zur Untersuchung gelangten: Benzoe von Sumatra und Siam (von *Styrax Benzoin*), Perubalsam (von *Myroxylon Pereirae*), Tolu balsam (von *Toluifera Balsamum*), *Styrax* (von *Liquidambar orient.*), Galbanum (von *Ferula galbaniflua, rubricaulis* u. A.), *Ammoniacum* und *Acaroidharz*.

Wie schon aus dieser Zusammenstellung ersichtlich, wurden Harze sehr verschiedener Pflanzenfamilien vorgenommen. Nur die Coniferen habe ich zunächst ausgeschlossen. Als Producte der Verseifung wurden auf der einen Seite aromatische Säuren, namentlich Benzoesäure und Zimmtsäure bez. Alkohole (*Umbelliferon*), auf der anderen eine eigenthümliche Gruppe von Alkoholen erhalten, die ich künftighin als Harzalkohole oder Resinole bezeichnen und durch ein, auf die Herkunft bezügliches, Präfix unterscheiden werde. Die Versuche über den Tolubalsam, das *Ammoniacum* und das *Acaroidharz* sind noch nicht abgeschlossen, aber soviel ist schon jetzt sicher, dass auch bei ihnen die Verhältnisse wie bei den übrigen liegen.

Von Harzalkoholen oder Resinolen sind mir folgende bekannt geworden:



1) Archiv der Pharmacie 1893. Untersuchungen über die Secrete. Erste Serie, Abhandlung 1—8.

Resinotannol  $C_{18}H_{20}O_4$ ,  
 Siarresinotannol  $C_{18}H_{14}O_3$ ,  
 Peruresinotannol  $C_{18}H_{20}O_5$ ,  
 Storesinol  $C_{18}H_{19}O$ ,  
 Galbaresinotannol  $C_6H_{10}O$ .

Bezüglich der Harze selbst ist Folgendes ermittelt worden:

Im Harze der Sumatrabenzoe bildet der Resinotannol-Zimmtsäureester, im Harze der Siambenzoe der Siarresinotannol-Benzoesäureester den Hauptbestandtheil. Daneben findet sich in der Sumatrabenzoe der Zimmtsäureester des Benzoresinols, in Siambenzoe der Benzoesäureester des Benzoresinols.

Das Storaxharz enthält (neben freiem Storesinol) den Zimmtsäureester dieses Alkohols. Im Handelsstorax ist der Ester in Folge Behandlung der Rinde mit kochendem Wasser grösstentheils verseift.

Das Perubalsamharz besteht hauptsächlich aus dem Zimmtsäureester des Peruresinotannols und das Tolubalsamharz aus dem Zimmtsäureester des Toluresinotannols.

Im Galbanumharz liegt der Umbelliferonäther des Galbaresinotannols vor.

Alle durch die Endung tannol gekennzeichneten Alkohole geben Gerbstoffreaction.

Weitere Mittheilungen über die Alkohole selbst wie über ihre Ester werden demnächst an anderer Stelle gegeben werden.

Wie die Versuche lehrten, bilden diese Harzalkohole, deren Alkoholnatur sowohl durch Acetylirung, Benzoylirung und die Darstellung von Aethern, als auch durch die Bildung von Alkaliverbindungen erwiesen wurde, mit aromatischen Säuren (bez. mit anderen Alkoholen) in der That harzartige Ester (bez. Aether), die sich ihrem ganzen Verhalten nach als identisch mit den in den Harzen natürlich vorkommenden erwiesen. Diese Harzester mögen, anknüpfend an die Unverdorben'sche Bezeichnung „Benzoresin“, mit dem Gruppennamen Resine bezeichnet werden. Ich werde also von Benzoresin, Toluresin, Peruresin, Galbaresin, Storesin (in diesem Sinne) sprechen.

Nachdem nun die Natur einiger der wichtigsten Harze festgestellt worden war, lag es nahe, auch die ätherischen Oele, die ja zu den Harzen in naher Beziehung zu stehen scheinen (Galbaresinotannol z. B. liefert oxydirt Camphersäure und Camphoronsäure),

auf Ester hin zu untersuchen. Wenn man die im Handel befindlichen Oele überblickt, schien dies wenig aussichtsreich. Wenn man aber bedenkt, dass die Methode der Darstellung dieser Oele mittelst überhitzten Wasserdampfes wohl stets zu einer Verseifung der (in der Pflanze vorhandenen) Ester führen wird, so waren in den Oelen nur die Alkohole oder doch vorwiegend diese zu erwarten, während das mit übergehende Wasser die flüchtigen Säuren enthalten wird. Die Erfahrung bestätigt dies. Die Zahl der in ätherischen Oelen nachgewiesenen Alkohole ist schon jetzt eine grosse. Ich erinnere nur an das Borneol, Eugenol, Menthol, Linalool, Geraniol, Thymol, Carvacrol, Diosphenol, Coriandrol, Lavendol, Aurantiol u. A. (auch Aether sind bekannt, wie das Anethol, Anisol, Safröl u. A.). — Auch von dem Vorhandensein von Essigsäure, Ameisensäure, Baldriansäure u. a. flüchtigen Fettsäuren in dem Destillationswasser kann man sich leicht überzeugen. Ich war eben damit beschäftigt eine Methode zu erproben, die in den Pflanzen vermutheten Ester ohne Anwendung des verseifenden Wasserdampfes auf dem Wege der kalten Extraction zu isoliren, als mir der Schimmel'sche Bericht vom April 1893 in die Hände kam, in dem mitgetheilt wurde, dass es den Chemikern der Schimmel'schen Fabrik gelungen sei festzustellen, „dass Ester gewisser Alkohole von der Zusammensetzung  $C_{18}H_{18}O$  und  $C_{10}H_{20}O$  Hauptbestandtheil zahlreicher ätherischer Oele sind, deren Wohlgeruch im Wesentlichen durch ihre Anwesenheit bedingt wird.“ Damit war die oben geäußerte, sich auf die Harzuntersuchungen stützende Vermuthung auf das Schönste bestätigt, und wir sind nunmehr berechtigt, den Satz auszusprechen, dass der Hauptbestandtheil sowohl vieler Harze wie vieler ätherischer Oele Ester oder Aether von Harzalkoholen (Resinolen) bez. Oelalkoholen (Oleolen) sind.

Uebrigens sind ja auch schon früher in den Pflanzen bez. Oelen und Harzen Ester als solche gefunden worden, z. B. der Salicylsäure-Methylester, der Essigsäure-Linaloolester, der Buttersäure-Linaloolester, der Essigsäure-Geraniolster, der Zimmtsäure-Aethylster, der Zimmtsäure-Phenylpropylster, das Styracin, Cinnamin u. A. Dazu kommen die Glycerinester der höheren Fettsäuren, die als Fette im Pflanzenreich weit verbreitet sind.

Soweit meine Versuche reichen, sind bei den Harzen, die oft neben den Estern auch die freien Säuren und freien Alkohole der



Resine enthalten, diese durch nachträgliche Spaltung aus den Resinen, den Harzestern, entstanden, die Resinolester also das primär Gebildete.

Wir sehen also das Laboratorium der lebenden Pflanzenzelle mit der merkwürdigen Fähigkeit ausgerüstet, Ester zu bilden, also Körper aus den Componenten aufzubauen, zu deren Herstellung wir in unserem Laboratorium sehr energischer chemischer Mittel bedürfen.

Da nun die Orte der Harz- und Oelbildung in der Pflanze sehr klar zu Tage treten — wir wissen seit Langem, dass die Bildung dieser Körper, die wir, weil sie in den Stoffwechsel nicht wieder zurückkehren, zu den Auswurfstoffen oder Secreten rechnen, in besonderen Harzbehältern oder Oeldrüsen erfolgt —, lag es nahe, diese „Laboratorien der Harzerzeugung“ einem eingehenderen Studium zu unterwerfen, um womöglich feststellen zu können, welche Stoffe der Pflanzenzelle an der Harzbildung theilhaftig sind.

Dass die Harz- und Oelbildung übrigens nicht ausschliesslich auf ein Beiseiteschaffen überflüssig gewordenen Materials hinausläuft, sondern einen biologischen Nutzen für die Pflanze haben muss, scheint mir sicher zu sein, erfolgt doch die Bildung der kohlenstoffreichen Harze und ätherischen Oele in den meisten Fällen bereits in einem frühen Jugendstadium, zu einer Zeit, wo man berechtigt ist anzunehmen, dass die Pflanze alles verfügbare Material zum Aufbau neuer Zellcomplexe braucht.

In meiner Angewandten Pflanzenanatomie habe ich den Secretbehältern bereits ein umfangreiches Capitel gewidmet und den schon früher unterschiedenen Secretbehältern, den Oelzellen, den Oeldrüsen, den schizogenen und lysigenen Secretbehältern eine neue Form, die schizo-lysigenen Kanäle, angereicht, für deren weiteres Studium besonders die tropischen Pflanzen sehr geeignet zu sein schienen. Die in Buitenzorg begonnenen Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte dieser Kanäle sind nun zum Abschlusse gelangt und haben ergeben, dass diese neue Form zwar nicht so weit verbreitet ist wie die schizogenen, aber besonders in einer systematisch gut umschriebenen Familiengruppe ganz regelmässig auftritt. Bevor ich jedoch die Genese schildere, sei zunächst das mitgetheilt, was über den Ort der Harzbildung bei den schizogenen

Gängen ermittelt wurde. Entgegen der früheren Auffassung, dass das ätherische Oel bereits in den den Kanal umgebenden secernirenden Zellen auftritt und von diesen in den Kanal abgeschieden wird, hat sich ergeben, dass das Secernirungsepithel gänzlich secretfrei und nur dazu da ist, „die resinogenen Substanzen“ nach dem Kanale hin abzuschleiden. Die eigentliche Harzbildung erfolgt in der stark gequollenen äusseren, gegen den Kanal gerichteten Wand der Secernirungszellen. Bei allen langgestreckten, zunächst zur Untersuchung herangezogenen Oelkanälen der Umbelliferen (*Imperatoria*, *Archangelica*, *Pimpinella Saxifraga*), Compositen (*Arnica*, *Inula*, *Artemisia*, *Anacyclus*), Coniferen (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Larix*, *Dammara*, *Araucaria*, *Podocarpus*), Burseraceen (*Amyris*), Guttiferen (*Calophyllum*), Diterocarpeen (*Dryobalanops*, *Vatica*), Clusiaceen (*Garcinia*), Araliaceen (*Hedera*), Pittosporaceen (*Pittosporum*) ist nämlich durch geeignete Präparation leicht nachzuweisen — Herr Becheraz hat dies durch eine grosse Anzahl von Einzelbeobachtungen in meinem Laboratorium erhärtet —, dass den Secernirungszellen im Kanal eine mehr oder weniger breite Schleimmasse aufgelagert ist, die gegen die Kanalmitte hin durch ein zartes, gegen Schwefelsäure und Schultze'sche Flüssigkeit resistentes, in Chromsäure lösliches Grenzhäutchen, die „innere Haut“, abgeschlossen wird (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1893, Heft 3). Die Schleimauflagerung ist am besten sichtbar bei *Imperatoria Ostruthium* (Wurzel), *Archangelica officinalis* (Wurzel) und *Podocarpus* (Rinde). Da in einigen, allerdings seltenen Fällen in der sonst homogenen oder von Körnchen, Fäden oder Stäbchen durchsetzten Schleimschicht eine deutliche Schichtung wahrzunehmen war, rechne ich sie zu der Membran und stelle sie also zu der von mir aufgestellten und entwicklungsgeschichtlich untersuchten eigenthümlichen Membranform, die ich Schleimmembran genannt habe (Angewandte Pflanzenanatomie, S. 193).

Diese Schleimmembran, die alle Reactionen echter Schleime giebt, ist die eigentliche „resinogene Schicht“, in ihr findet die Harzbildung statt. Diese Harzbildung scheint hier, ähnlich wie bei den Colleteren zu verlaufen, d. h. die Bildung des Harzes bez. ätherischen Oeles erfolgt auf Kosten, jedenfalls wenigstens in der (gewissermassen „subcuticularen“) Schleimmembranschicht. Wenigstens verschwindet mit dem Heranwachsen des Kanales der Membranschleim mehr und mehr,

wennschon wohl niemals rückstandslos. Sei dem wie ihm wolle, sicher ist, dass die Harz- bez. Oelbildung in der Schleimschicht erfolgt. Zur Feststellung des Thatbestandes dienten besonders junge Kanäle.

Die oben charakterisirte Bildungsweise ist allen untersuchten langgestreckten Kanälen eigen. Die runden Oelbehälter, z. B. die der Myrtaceen, scheinen sich jedoch anders zu verhalten und sollen darüber weitere Untersuchungen angestellt werden.

Bei den Cycadeen ist ebenfalls der gegen den Gang gerichteten Membran der secernirenden Zellen ein Schleimbeleg aufgelagert. In demselben erfolgt aber keine Harzbildung und eine „innere Haut“ wird dementsprechend nicht gebildet.

Im typischen Falle der schizogenen Kanäle bleibt das Secernirungsepithel dauernd erhalten, dagegen erleidet dasselbe in den zur Gruppe der Terebinthineen (im Eichler'schen Sinne) gehörenden Familien der Rutaceae (Ruteae, Diosmeae, Aurantieae), Burseraceae und Anacardiaceae eine eigenthümliche Veränderung und diese ist es nun, die zur Bildung schizolysigener Kanäle führt. Die ersten Entwicklungsphasen der Kanalbildung, z. B. bei *Ruta graveolens*, *Ptelea*, *Dictamnus*, *Citrus*, *Barosma*, *Amyris*, *Anacardium*, *Correa*, sind genau gleich wie bei den echten schizogenen Gängen: es entsteht ein Inter-cellulargang. Aber frühzeitig schon erleidet die Umgebung desselben eine Veränderung. Am schönsten liess sich diese Veränderung bei *Anacardium occidentale* (und *Vatica moluccana*, siehe unten), weniger deutlich bei *Dictamnus*, *Ruta* und *Ptelea* beobachten. Bei diesen tritt nämlich zunächst eine kappenförmige Schleimmembranbildung an den gegen den Kanal gerichteten Wänden der secernirenden Zellen auf. Alsdann verschleimt die Zwischenzells-substanz dieser und der nächstbenachbarten Zellen. Auf diese Weise werden die den Kanal umgebenden Zellen allmählich aus dem Gewebsverbande losgelöst und gehen schliesslich in der Schleimharzmasse zu Grunde. Am Rande der grossen Cardollücken der Fruchtschale von *Anacardium occidentale* z. B. findet man stets derartige ganz oder theilweise isolirte Zellen in der Harzmasse. Aber auch bei den so entstehenden schizolysigenen Gängen erfolgt die Harzbildung, wie es scheint ausschliesslich oder doch vornehmlich in der kappenförmigen, gegen den Kanal gerichteten Schleimmembranpartie, die hier wie bei den schizogenen Gängen sofort als

Schleimmembran angelegt wird und nicht als eine Umwandlung einer Cellulosewand zu betrachten ist. Wie die Durchmusterung eines grösseren, von mir aus Indien mitgebrachten Untersuchungsmaterials, die Herr Sieck in meinem Institute vornahm, lehrt, verläuft die Entwicklung der schizolysigenen Gänge bei den einzelnen Arten nicht ganz übereinstimmend — es giebt von fast rein schizogenen bis zu fast rein lysigen alle Uebergänge —, wie denn auch der Membranschleim hier wie bei den schizogenen Gängen das denkbar verschiedenste Verhalten, besonders gegen Wasser zeigt, bald aufs Leichteste darin quillt oder gar sich löst, bald schwer, bald gar nicht (selbst in Chlorallösung 5 : 2) quellbar ist. Immer aber entsteht aus einem ursprünglich schizogenen Gange durch Zugrundegehen der umgebenden Zellen ein lysigener Raum: der schizogene Kanal erweitert sich lysigen.

Bei der Oelbildung in diesen schizolysigenen Gängen treten oft als intermediäres Product, bevor sich Oel nachweisen lässt, kleine, in Alkohol unlösliche Körner auf.

Eigenthümlicher Weise ist die Bildung schizolysigener Gänge nicht auf die Terebinthinengruppe beschränkt. Ich sah eine von einem schizogenen Kanale ausgehende lysigene Erweiterung auch bei Coniferen (*Abies*), bei *Caesalpinaceen* (in der Fruchtschale von *Myroxylon Pereirae*, bei *Copaifera*) sowie *Dipterocarpeen* (*Dipterocarpus trinervis*, *Dryobalanops Camphora*, *Vatica moluccana*). Es bleibt daher noch zu untersuchen, ob nicht auch andere als rein lysigen bezeichnete Secreträume von schizogenen Gängen ihren Anfang nehmen.

Sicher lysigen erfolgt die Bildung der oft sehr grossen Harzgallen in der Rinde und dem Holze von *Styrax Benzoin*, welcher Pflanze überhaupt normal Secretgänge fehlen und die ebenso wie *Myroxylon* erst nach Verletzung zu harzen beginnt.

Bei den langgestreckten, schizogenen und wohl auch bei allen oder den meisten schizolysigenen Gängen sehen wir also eine bestimmte, als Schleimmembran entwickelte Membranpartie als resinogene Schicht entwickelt. Wie liegt die Sache nun bei den Oelzellen?

In mehreren Fällen, wie z. B. im Hypoderm der Wurzeln von *Valeriana officinalis*, den Blättern von *Laurus nobilis* und in der Rinde von *Cinnamomum Cassia* konnte ich die Betheiligung einer

**Membranpartie an der Oelbildung**, wenn auch nicht absolut sicher nachweisen, so doch wahrscheinlich machen. So liegt bei den jungen Oelzellen der Wurzel von *Valeriana* ein hyaliner, bisweilen geschichteter Beleg der Wand rings an und umgiebt den centralen oder excentrisch gelegenen, von einer im Umriss unregelmässigen körnigen (resinogenen) Masse umhüllten, runden Oeltropfen; ebenso kann man bei den jungen Oelzellen der Blätter von *Laurus nobilis* eine dicke Schleimmembran deutlich nachweisen und auch bei *Cinnamomum* erfolgt die Oelbildung in „Schleimzellen“. Wie sich die übrigen Oelzellen verhalten soll demnächst untersucht werden.

Dass die Oelbildung bei den Oeldrüsen der Labiaten, Compositen und Cannabineen in der subcuticularen Membranpartie der secernirenden Zellen und zwar nur hier erfolgt, ist nicht mehr zweifelhaft. Untersuchungen, besonders an den Drüsen von *Mentha*, *Matricaria* und *Cannabis* angestellt, haben dies sicher erwiesen.

Auch bei den Drüsenflecken der Fruchtscheidewände von *Capsicum annuum* (vergl. meinen und Oesterle's Anatomischen Atlas, Tafel 4) und wahrscheinlich sehr vielen, wenn nicht allen extrafloralen Nectarien (z. B. bei *Prunus Laurocerasus*) sowie den floralen erfolgt die Secret- (meist Zucker-) Bildung in einer subcuticularen Membranpartie.

Merkwürdiger Weise findet aber auch bei den, in die Inter-cellularen hineinragenden Secretdrüsen der Blattbasen von *Aspidium Filix mas* etwas Aehnliches statt. Hier kann natürlich, da wir ein im Innern der Pflanze liegendes Organ vor uns haben, von einer Cuticula nicht die Rede sein, und es war daher von besonderem Interesse, die Harzbildung bei diesen Drüsen zu verfolgen. Die an einer, den Inter-cellullarraum begrenzenden Zelle befestigten, mehr oder weniger langgestielten Köpchendrüsen bilden nun ebenfalls eine zarte Haut, ganz nach Art einer Cuticula, rings um das Köpfchen aus und die Harzbildung erfolgt (wie bei den Colleteren) zwischen dieser und dem Drüsenkopfe, der selbst secretfrei, ja bei älteren Drüsen sogar luftführend ist. Diese, in Schwefelsäure unlösliche, ausserordentlich zarte, nach Behandeln der Drüsen mit Alkohol aber klar hervortretende Haut gleicht auch insofern der „inneren Haut“ der schizogenen Gänge, dass sie körnige Beschaffenheit besitzt.

Fassen wir das Resultat in einige Worte zusammen, so ergibt sich als Ergebniss, dass die Harz- bez. Oelbildung in der Mehrzahl der seither untersuchten Fälle in einer bestimmten, meist als Schleimmembran entwickelten Membranpartie erfolgt. Es ist selbstverständlich, dass hier nicht an eine directe Umwandlung der Kohlehydrate, des Schleims oder der Cellulose in Ester der Resinole und Oleole gedacht werden kann, sondern dass wir Zwischenglieder annehmen müssen. Zwei Thatsachen werfen hierauf vielleicht einiges Licht. Die eine ist die von mir schon 1885 betonte weite Verbreitung des Phloroglucins, besonders in den Rinden der Pflanzen — auch die harzliefernden Organe enthielten, wie mich neuere Untersuchungen lehrten, stets diesen Körper —, die andere das merkwürdige Verhalten der Resinotannole. Ich habe diese Harzalkohole deshalb Resinotannole genannt, weil sie mit den Gerbstoffreagentien die sogenannten Gerbstoffreactionen geben. Sie scheinen also zu den Gerbstoffen in Beziehung zu stehen, resp. selbst Gerbstoffe zu sein. Berücksichtigt man nun die Beziehungen des Phloroglucins einerseits zu den Kohlehydraten, andererseits zu den Gerbstoffen und dieser zu den Harzen, so erhält man eine Reihe, die, wenn auch nicht die Harzbildung in der Pflanze zu erklären vermag, aber doch vielleicht einige Hinweise enthält, wie sich möglicher Weise der Process abspielen mag. Beziehungen zwischen Gerbstoffen und Harzen sind ja schon oft vermuthet worden. Sie sind durch den Nachweis, dass mehrere Harze gerbstoffartige, oxydirt Phlobaphene liefernde Resinole und zwar als Hauptbestandtheil enthalten, wesentlich enger geknüpft und durch den Nachweis, dass die Rinde von *Styrax Benzoin* normaler Weise keine Spur Harz, wohl aber reichlich Gerbstoffe enthält, noch wahrscheinlicher geworden. Vielleicht geben die Untersuchungen der Coniferenharze, die ich nunmehr vornehmen werde, auch in dieser Beziehung weitere Aufschlüsse. Denn wie die Sache jetzt steht, scheinen bei diesen die Verhältnisse etwas anders zu liegen. Besonders ist hier die Bedeutung der sogenannten Harzsäuren noch aufzuklären. Vielleicht sind sie alle, wie die Podocarpussäure, Oxysäuren, also Alkohole und Säuren zugleich.

Bern, Juli 1893.

# Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse.

Von

L u d w i g K o c h.

Mit Tafel XV—XXII.

---

Nach Schacht<sup>1)</sup> nimmt die vegetative Knospe ihre Entstehung in der Achsel eines Blattes und zwar der Regel nach bald nach Anlage des letzteren. „Die Achselknospe entsteht aus dem fortbildungsfähigen Gewebe, welches an der Basis des Blattstiels liegt.“ Ausnahmen hiervon (Stammknospe von Selaginella und Rhizom einiger Orchideen) seien selten. „Der Vegetationspunkt bildet hier in der Regel anfangs zwei kleine Erhebungen, welche immer mehr hervortreten und unter sich Blattanlagen bilden.“

Hinsichtlich der Blütenknospen bemerkt Schacht, dass sich diese „aber auch direct, ohne ein vorhergegangenes Blatt“ an dem Vegetationspunkt entwickeln können<sup>2)</sup>.

Gelegentlich einer Besprechung des Schacht'schen Buches äussert Pringsheim, dass ihm die dort gegebene Darstellung keine erschöpfende zu sein scheine<sup>3)</sup>. „Für eine grosse Reihe von Fällen, ganz bestimmt z. B. für die Axillarknospen von Hydrocharis und Vallisneria“, ergebe sich mit Sicherheit, dass die Anlagen bereits vorhanden sind, „bevor noch das nächst höhere Blatt, welches unmittelbar auf ihr Stützblatt folgt, angelegt ist.“ Es möchte „die durch Entwicklung und Ausbildung von Axillarknospen bedingte

---

1) Schacht, Der Baum, Berlin 1853, p. 97 u. 105.

2) Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, 1854, p. 25.

3) Pringsheim, Botanische Zeitung 1853, p. 609.

Verzweigung in vielen, vielleicht in allen Fällen auf eine fortgesetzte Theilung der Achsenspitze zurückzuführen sein.“

Eine Gabelung brauche hierdurch nicht einzutreten, sondern nur eine vorwiegende Ausbildung der einen Hälfte der getheilten Spitze, wodurch die andere seitlich in die Achsel des darunter stehenden Blattes gedrückt und zur Axillarknospe wird.

Wesentlich weiter geht Hofmeister<sup>1)</sup>. Nebenachse, Blatt und Haarbildungen sollen ihrer morphologischen Dignität entsprechend am Vegetationspunkt erscheinen. „Nirgends ist es gelungen, das Hervorsprossen einer Seitenachse unterhalb bereits angelegter Blätter einer Hauptachse zu beobachten.“ „Neue Nebenachsen erheben sich aus der Fläche des Vegetationspunktes früher, dem Scheitel desselben näher, als die jüngsten Anlagen von Blättern.“ Allerdings können die Anlagen der Seitenachsen „lange Zeit in einem ruhenden Zustande, als sehr wenig hervorragende Prominenzen der Hauptachse, als sehr niedrige Hügel aus gleichartigem Zellgewebe verharren“.

In directem Gegensatze zu Hofmeister giebt bereits Sachs<sup>2)</sup> in der zweiten Auflage seines Lehrbuches an, dass „bei vegetativen Sprossen und vielen Inflorescenzen der Phanerogamen überall junge Blätter oberhalb der jüngsten Achselknospen“ zu finden sind. Es sei allgemein Regel, „dass die normalen Seitensprosse später auftreten als die jüngsten Blätter“.

Eine eingehende Bearbeitung des Gegenstandes, besonders insoweit sie sich auf die florale Region bezieht, verdanken wir Warming<sup>3)</sup>. In Bezug auf die vegetativen Sprosse bestätigt dieser zunächst die Sachs'schen Angaben. Bei *Aesculus*, *Syringa*, *Lonicera*, *Urtica*, *Phlox* etc. finde man 1—4 Blattpaare oberhalb der Blätter, in deren Achsel die ersten Entwicklungsstadien eines Achselsprosses sichtbar sind.

Für die florale Region kann, obwohl hier die Zahl der von Sprossanlagen freien Blätter mehr und mehr zurücktritt, Aehnliches gelten. Andernfalls — die Anlage vollzieht sich nahe der Scheitel-

---

1) Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868, p. 411 ff.

2) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1870, p. 152.

3) Warming, Recherches sur la ramification des Phanérogames. Videnskabernes Selskabs Skrifter, Sér. V, Bd. X, 1872, p. VIII des Résumé du Mémoire.



spitze — entsteht die seitliche Bildung entweder unmittelbar nach ihrem Stützblatt oder gleichzeitig mit diesem oder sogar vor ihm.

Von Einzelbeobachtungen abgesehen, welche mit den Sachs-Warming'schen Angaben im Grossen und Ganzen übereinstimmen<sup>1)</sup>, auf die aber näher einzugehen hier zu weit führen würde, hat sich an dem Stand der Frage seither wenig geändert<sup>2)</sup>. Die Hofmeister'sche Dignitätstheorie kann ungeachtet einzelner in ihrem Sinne deutbarer Fälle (florale Region) als beseitigt gelten.

Anders verhält es sich mit der Pringsheim'schen, zunächst für die Wasserpflanzen ausgesprochenen Ansicht. Entsteht, wie die eingehenden Untersuchungen von Warming lehren, die seitliche Bildung mit oder gar vor ihrem Stützblatt, so ist sie die der Scheitelspitze der Mutterachse genäherte, von dieser direct ableitbare. Von dem Scheitel des Vegetationspunktes direct ableitbar ist ferner die seitliche Sprossanlage auch dann, wenn sie nach ihrem Stützblatt auftritt. Es würde dies allerdings voraussetzen, dass abwechselnd Blätter und Sprosse entstehen. Einem derartigen Fall entspräche auch eine von Sachs für *Phaseolus multiflorus* gegebene Zeichnung<sup>3)</sup>, in der die jüngste Sprossanlage die der Scheitelspitze am nächsten stehende Bildung ist, sowie hier und da in der Literatur zerstreute ähnliche Abbildungen.

Allerdings geht aus den Sachs'schen Ausführungen hervor, dass einzelne derartige Bilder nicht unbedingt beweiskräftig sind. Es sei denkbar, dass, wenn die Blattbildung aufhört, die jüngsten Achsel sprosse über den jüngsten Blättern stehend beobachtet werden. Nimmt man indessen an, dass der Vegetationspunkt seine blattbildende Thätigkeit aussetzen kann, so wäre auch umgekehrt damit zu rechnen, dass möglicher Weise hinsichtlich der Sprossbildung Aehnliches geschieht. Bilder mit mehr oder weniger zahlreichen Blattanlagen oberhalb der jüngsten Sprossbildung liessen sich auch in diesem

---

1) Vöchting, Morphologie und Anatomie der Rhizalideen. Pringsheim's Jahrbücher 1873, Bd. IX, p. 344.

— Die Melastomeen. Hanstein's bot. Abh. 1875, Bd. III, p. 21.

Hagen, Entwicklung und Anatomie der Mesembryanthemen, Diss. 1873. Vergl. Just. bot. Jahresbericht 1874, p. 532.

2) Vergl. Goebel, Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, Breslau 1883, p. 194 ff.

3) Sachs, Lehrbuch der Botanik, II. Aufl., p. 122.

Sinne erklären. In letzterem Falle nähern wir uns der Pringsheim'schen, im ersteren hätten wir die Sachs-Warming'sche, von Schacht schon in den Hauptzügen angedeutete Auffassung des Verzweigungsvorganges.

Es liegt auf der Hand, dass hier nur das Studium der verschiedensten Wachstumsstadien der Sprossspitze einer und derselben Species, das bis jetzt zu wenig berücksichtigt wurde, ausschlaggebend sein kann. Dies setzt zunächst voraus, dass der Vegetationspunkt sowie die ihm unterstellten Theile zur Untersuchungszeit thatsächlich wachsen. Für die Sträucher und Bäume, bei denen die Anlage und die Entfaltung der Knospe sich in zwei Vegetationsperioden vollzieht, wurde es nothwendig beide zu berücksichtigen. Die Untersuchung der Knospenentwicklung, die noch keineswegs genügend bekannt ist, war geboten.

Stauden und perennirende Schlingpflanzen, deren unterirdische, mit Nährstoffen reichlich versehene Theile den über die Erde zu sendenden Sprossen eine rasche, ungehinderte Entwicklung gestatten, waren gerade zu dieser Zeit der Prüfung zu unterziehen. Für einjährige Gewächse hatte sich eine solche auf die Keimungs- und die sich direct anschliessenden Wachstumsstadien, also diejenigen zu erstrecken, in der die Pflanze sich bereits in günstigeren Ernährungsverhältnissen befindet.

Die Wasserpflanzen endlich erfordern der abweichenden Lebensweise halber eine gesonderte Bearbeitung.

Eine Beschreibung speciell des Wachstums des Vegetationspunktes, worüber wir ebenfalls noch verhältnissmässig wenig wissen, liegt zwar ausserhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit. Es liess sich indessen nicht vermeiden auch hierauf einzugehen. Im Verlauf der Untersuchung stellte sich heraus, dass der Vegetationspunkt, die Blätter, die jungen Internodien und die Seitensprosse, also die Sprossspitze insgesamt der Anlage wie der Ausbildung nach in so hohem Maasse ein entwicklungsgeschichtliches Ganze bilden, dass das Herausgreifen einzelner Entwicklungsvorgänge zu unklaren Vorstellungen Anlass geben würde.

Der hier skizzirte Gang der Untersuchung war nun nicht allein zur Entscheidung der oben aufgeworfenen Fragen, sondern auch im Hinblick auf hiermit zusammenhängende geboten. Zunächst lag es nahe zu prüfen, ob, sei es allgemein, sei es für bestimmte Fälle,

der vegetative Spross überhaupt noch als eine Bildung des Vegetationspunktes anzusehen ist. Gelingt es entgegen der allgemeinen Annahme, dass secundäre Sprosse aus den Vegetationspunkten primärer entstehen, nachzuweisen, dass jene sich von dem Vegetationspunkte der Mutterachse zwar ableiten lassen, ihre Anlage aber insofern eine bis zu gewissem Grade selbstständige ist, als mehr oder minder scharf isolirte Complexe embryonalen Gewebes den Aufbau übernehmen, so wäre die Entstehung von Spross und Wurzel eine in weit höherem Maasse übereinstimmende, als das zur Zeit der Fall zu sein scheint.

Interessant ist es, dass die knapp gehaltenen, der entwicklungsgeschichtlichen Begründung allerdings entbehrenden Angaben von Schacht schon auf eine derartige Auffassung hindeuten.

Ferner zu berücksichtigen wären die gegenseitigen Beziehungen von Blatt und Spross. Schon Kny betont, dass in einzelnen Fällen die Knospen gleich bei ihrer Entstehung mehr oder weniger deutlich auf die Basis des Blattes selbst hinübergerückt sind<sup>1)</sup>. Nach Warming<sup>2)</sup> besteht ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden, sei es nun, dass der neue Spross nach und auf seinem Stützblatt, sei es, dass er vor diesem zur Anlage gelangt. Famintzin<sup>3)</sup> endlich kommt auf Grund der Untersuchung von vegetativen Sprossen zu der Ansicht, dass die vermuthete genetische Beziehung nirgends im Pflanzenreich existire. Die Knospe sei eine Bildung der Mutterachse. Dies schliesst allerdings ein nachträgliches Hinübereücken auf das Stützblatt nicht aus. Den umgekehrten Vorgang, die Anlage auf dem Blatte und die Verschiebung zunächst in die Blattachsel und von da unter Umständen an den Stamm, hat Vöchting beschrieben<sup>4)</sup>.

Schliesslich verdienen auch die rein histologischen Vorgänge Beachtung. Ueber die Entstehung der Nebenwurzeln liegen in dieser

1) Kny, Ueber Axillarknospen bei den Florideen, 1872, p. 120.

2) Warming, a. a. O., p. XIX. Man vergl. auch das Referat Warming's in Bot. Jahresbericht 1873, p. 230 u. 250.

3) Famintzin, Ueber Knospenbildung bei Phanerogamen. Bull. de l'Acad., Petersbourg 1886, Bd. XII.

4) Vöchting, Morphologie und Anatomie der Rhizalideen. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. IX, 1873, p. 349.

Hinsicht ziemlich abgeschlossene Untersuchungen vor<sup>6)</sup>. Von dem Spross, speciell dem vegetativen, lässt sich dies nicht behaupten. Die bildliche Darstellung beispielsweise geht gewöhnlich über das eine oder andere Höckerstadium, also den Beginn der Neubildung nicht hinaus und auch hier lässt sie besonders im Hinblick auf den Zusammenhang mit dem Mutterorgan und dessen verschiedenen Entwicklungsphasen noch viel zu wünschen übrig.

Ob und inwieweit histologische Unterschiede zwischen dem Sprosse und dem Blatte vorhanden sind, wäre auch noch zu prüfen.

Dass es sich empfiehlt, das untersuchte Pflanzenmaterial nicht nach systematischen, sondern nach biologischen Gesichtspunkten zu ordnen, geht schon aus dem bereits Gesagten hervor. Mit den Bäumen und Sträuchern möge begonnen werden.

---

## Eigene Untersuchungen.

### I. Bäume und Sträucher.

#### 1. *Syringa vulgaris* L.

Untersucht man die vegetativen Knospen Mitte Februar, so findet man, wie mediane Längsschnitte ergeben (Fig. 1, Taf. XV), schon eine zum Theil internodial differenzirte Achse. An ihr stehen 2—3 Paar Schuppenblätter. Das Gewebe dieser Blätter war, wie sich aus der Färbung und dem Zusammenfallen von Zellgruppen ergab, erkrankt. Aehnlich verhält es sich manchmal mit dem unteren Theil der Knospenachse, während der obere stets gut erhalten zu sein pflegt. Hier finden wir, grösstentheils auf dem ziemlich abgeflachten Ende stehend, die in verschiedenen Entwicklungsstadien befindlichen Laubblätter vor (Fig. 3, Taf. XV, 1—4). Die Anlage procambialer Stränge hat in ihnen meist schon begonnen. Sprossanlagen dagegen sind weder in den Achseln der Laub-, noch in denjenigen der Schuppenblätter vorhanden. Die Achse schliesst

---

1) Reinke, Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Hanstein's Bot. Abhandlungen, 1871, Bd. I, Heft III.

mit einem kleinen Höcker nach oben ab. Diesem liegen die jüngsten Blättchen fest an, sie schützen ihn während des Winters (Fig. 3, Taf. XV).

Im Hinblick auf das Studium der histologischen wie der morphologischen Verhältnisse ist es wichtig, dass die gegenständigen Blätter genau median vom Schnitt getroffen werden. Dies lässt sich leicht bei Paraffinmaterial unter Benutzung des Mikrotoms erreichen, das bei den vorliegenden Untersuchungen ausschliesslich Verwendung fand. Auch die Färbung der Schnitte war erwünscht. Sie wurde mit Hämatoxylin vorgenommen.

Meist noch im Februar endet die Winterruhe. Die Knospe schwillt. Dies beruht zunächst auf Wachstumsvorgängen des erwähnten abgeflachten Theiles der Achse, desselben, welcher seither der internodialen Differenzirung entbehrte. Eine solche wird jetzt eingeleitet (Fig. 4, Taf. XV). Hand in Hand mit ihr geht das Wachstum der Laubblattanlagen in die Länge und Dicke. Der Sprossspitze und das ihn deckende Blattpaar ruhen noch (Fig. 5, Taf. XV).

Die Schuppenblätter und der ihnen zugehörige Theil der Achse befinden sich noch so ziemlich in dem früheren Zustand. Höchstens beginnen in dieser, im Anschluss an die Gefässbündel, Zelltheilungen, welche zu einem Ersatz des vorzugsweise erkrankten parenchymatischen Gewebes führen. Axilläre Bildungen fehlen vollständig.

Letzteres pflegt auch an Knospen der Fall zu sein, die man im ersten Drittel des März untersucht (Fig. 6, Taf. XV). Die Schuppenblätter — sie sind in der Skizze weggelassen — zeigen hier ebenfalls Wachstum. Aus ähnlichen Ursachen wie bei dem ihnen zugehörigen Theil der Mutterachse schwindet das erkrankte Gewebe mehr und mehr. Die obere Hälfte der Achse und ihre Laubblätter haben ihr Wachstum fortgesetzt. Ferner schickt sich die Scheitelspitze (S) an aus dem Ruhezustand zu treten. Die jüngsten Blättchen haben sich aufgerichtet.

Dass auch hier Wachstum stattfindet, lehrt unter anderem der Vergleich mit den Mitte März untersuchten Knospen. Diese hatten noch keineswegs mit ihrer Entfaltung begonnen (Fig. 7, Taf. XV). Dessenungeachtet finden wir bereits ein neues Blattpaar an dem Medianschnitt vor, das in seiner Entwicklung etwa dem früher betrachteten jüngsten entspricht, während dieses, das die

Stammsspitze im Winter deckende, bereits bedeutend erstarkte. Berücksichtigt man nicht den Medianschnitt, sondern die Gesamtknospe, so wären inzwischen zwei Blattpaare entstanden. Ihnen schliessen sich nach unten gewöhnlich vier, oder körperlich betrachtet acht im Vorjahr angelegte Blattpaare an, welche, wie sich aus der Zeichnung ergibt, im Wachsthum bedeutend gefördert wurden. Diese zeigt auch die Fortschritte, welche die Achse in Bezug auf Längen- und Dickenwachsthum gemacht hat. Von erkranktem oder gar abgestorbenem Gewebe ist jetzt wenig mehr zu sehen.

Als interessantestes Moment eines derartigen Entwicklungsstadiums kann das Vorhandensein axillärer Bildungen gelten. In den Achseln der drei ältesten Blattpaare, also solcher des Vorjahres, progressiv in der Entwicklung gefördert, sind dieselben wahrnehmbar, während in den Achseln des jüngsten der vorjährigen Paare — auf der Grenze des vorjährigen und des diesjährigen Wachstums — die Sprossanlage noch aussteht.

Geht man von der Scheitelspitze aus, so ist, die Gesamtknospe und nicht der Medianschnitt berücksichtigt, die jüngste Sprossanlage somit in dem fünften Blattpaare zu constatiren. Ausgeschlossen wäre es allerdings nicht, dass schon in dem vierten mit der Anlage begonnen wird, was sich auf dem Längsschnitt nicht feststellen lässt.

Das nächste Entwicklungsstadium zeichnet sich durch beträchtliches Längenwachsthum, besonders der älteren Internodien aus. Deren Blätter treten — etwa Ende März — aus der Knospenlage, die Entfaltung beginnt (Fig. 8, Taf. XV). Auch die oberen, noch geborgenen Internodien erfahren ziemlich bedeutende Längsstreckung. Der Vegetationspunkt dagegen hat keine weiteren Fortschritte gemacht. In dem vorliegenden Fall ist er sogar hinter demjenigen des früher betrachteten Stadiums (Fig. 7, Taf. XV) etwas zurück. Dies kann leicht vorkommen an Knospen von so geringem Altersunterschied. Bei ihnen ist ein vollständig gleichmässiges Vorschreiten von vornherein nicht zu erwarten. Zudem scheint der Vegetationspunkt gerade derjenige Theil zu sein, der am langsamsten wächst.

Damit stehen wir vor der Frage, ob bei Bäumen und Sträuchern zu Beginn einer neuen Vegetationsperiode nur die Entwicklung der in der Knospe im Vorjahr angelegten Theile oder ob neben einer

solchen auch ein Zuwachs, ausgehend von dem Vegetationspunkt, stattfindet. Es wurde schon angedeutet, dass letzteres der Fall ist. Es würde sich somit darum handeln, inwieweit derartige Zuwachse quantitativ von Bedeutung sind.

Mit annähernder Genauigkeit lässt sich dies durch Vergleich einer Anzahl Frühjahrstriebe mit den Winterknospen feststellen. An diesen finden wir gewöhnlich 6—8 Laubblattpaare, also das Material für die gleiche Zahl Internodien vor. An den Frühjahrstrieben schwankt die Zahl der Internodien je nach dem Alter und dem Ernährungszustand der Pflanzen sehr bedeutend. Es kommt vor, man kann sich hiervon überzeugen, wenn man Wurzelsprösslinge ausgräbt und anpflanzt, dass nur die im Vorjahr angelegten Theile zur Entfaltung gelangen. Andererseits bei Pflanzen, die sich im Gegensatz zu den eben genannten unter sehr günstigen Ernährungsverhältnissen befinden, gehören 15—18 Internodien keineswegs zu den Seltenheiten. Hierbei sind die langen Sprosse, welche in Folge äusserer Eingriffe entstehen, nicht einmal berücksichtigt. Dieselben zeichnen sich allerdings durchaus nicht immer durch die Zahl der Internodien, sondern durch deren aussergewöhnliches Längenwachsthum aus.

Im Durchschnitt werden 8—10 Internodien die am häufigsten zu beobachtenden sein, woraus sich ergibt, dass der vom Vegetationspunkt ausgehende Zuwachs gewöhnlich kein bedeutender ist, dass im Grossen und Ganzen nur die im Vorjahr in der Knospe angelegten Theile zur Entwicklung gelangen. Das schliesst nicht aus, dass zuweilen der Zuwachs auch ein bedeutenderer sein wird. Für diese in hohem Maasse von Ernährungs- sowie äusseren, also immerhin unsicheren Verhältnissen abhängigen, mehr aussergewöhnlichen Fälle von vornherein in der Knospe vorzusorgen, würde für die Pflanze kaum von Vortheil sein. Es genügt, dass jene mit dem Nöthigsten ausgestattet ist, dies umsomehr, als es im Frühjahr für aussergewöhnliche Zuwachse nicht an Zeit fehlt und solche durch die Assimilationsthätigkeit bereits entfalteten Blätter ja ausgiebig unterstützt werden können.

An der in Fig. 6, Taf. XV gegebenen, mit acht Laubblattpaaren versehenen Knospe fanden wir noch keine Achselsprosse vor. Mit der Herstellung solcher muss somit, entsprechend der progressiven Förderung, welche die Sprosse nach dem in Fig. 8, Taf. XV gezeichneten Stadium erfahren haben, in dem achtältesten Blattpaar

begonnen worden sein. Wie Fig. 7, Taf. XV — dieselbe, an der bereits eine blattbildende Thätigkeit des Vegetationspunktes festzustellen ist — zeigt, wäre es sogar nicht ausgeschlossen, dass in den Achseln der Blätter des 10ältesten Internodiums mit der Sprossanlage der Anfang gemacht wird. Es ist anzunehmen, dass diese von hier aus schnell bis zur Grenze diesjähriger und vorjähriger Theile der Knospe vorschreitet.

Bei einem so grossen Abstand, zumal der zunächst entstehenden Sprosse von der Scheitelspitze ihrer Mutterachse, kann von einer Anlage am Vegetationspunkt schwerlich mehr gesprochen werden. Wie man den Letzteren auch auffasst — wir haben hierauf noch zurückzukommen —, bis auf das 8—10älteste Internodium wird er sich nicht erstrecken. Dies um so weniger, als zum Mindesten die im Vorjahr angelegten Blätter und ebenso die zugehörigen Querzonen der Mutterachse sich nicht mehr im embryonalen Gewebezustand befinden. Die Gewebedifferenzirung hat hier schon längst begonnen, ja zum Theil schon bedeutende Fortschritte gemacht. Besonders gilt das von dem parenchymatischen Gewebe, in zweiter Linie aber auch von den Procambiumsträngen, in denen bereits Gefässe anzutreffen sind.

Ferner ist zu berücksichtigen, dass die Sprossbildung an und zwischen Zonen eingeleitet wird, die bereits der vorjährigen Thätigkeit des Vegetationspunktes ihr Entstehen verdanken.

Entwickeln sich die Sprosse nicht direct aus einem solchen — der angeführte Fall ist hierfür einer der beweiskräftigsten —, so lassen sie sich doch von ihm ableiten. Der mikroskopische Befund gestattet die Annahme, dass embryonales Gewebe der Stammspitze zwischen schon differenzirtem oder wenigstens in der Differenzirung begriffenem erhalten bleibt, dass also dementsprechend mehr oder minder isolirte Complexe derartigen Gewebes den Winter über als solches verharren, um im Frühjahr die Herstellung der Sprosse zu übernehmen.

Prüft man Schnitte durch Sommerknospen (Fig. 27, Taf. XIX), so findet man hierfür schon einige Anhaltspunkte in der Färbung der Gewebe. Beispielsweise zeigen in absolutem Alkohol beobachtete Schnitte an dem Sprossscheitel sowohl wie über den Blättern eine gelbliche von dem übrigen Gewebe abweichende Färbung. Die so gekennzeichneten Partien besitzen ein dichteres Plasma und meist



auch Kerne, welche durch ihre Grösse und ihre Tinctionsfähigkeit vor denjenigen der anstossenden Gewebe auffallen.

Mit den überwinterten Knospen verhält es sich wenigstens zunächst ähnlich. An Knospen, welche Ende December untersucht wurden, gelang es mittelst Alaun-Karmin die für die künftigen Achselsprosse bestimmten Complexe embryonalen Gewebes deutlich hervorzuheben. Sie befanden sich dicht über der Insertionsstelle der zugehörigen Stützblätter und gehören augenscheinlich der primären Achse an.

Können die Sprosse somit nur als von einem primären Vegetationspunkt indirect ableitbar gelten, so unterliegt die Entstehung der Blätter direct aus einem solchen keinem Zweifel. Derartige entwicklungsgeschichtliche Unterschiede, vor Allem aber die Anlage der Blätter im einen und die ihrer Achselsprosse im anderen Jahr lassen eine genetische Zusammengehörigkeit Beider nicht sehr wahrscheinlich erscheinen.

Es wurde bereits erwähnt, dass die zu Beginn der neuen Vegetationsperiode vom Vegetationspunkt ausgehenden Zuwachse gewöhnlich keine sehr bedeutenden sind. Andererseits fehlen sie unter normalen Verhältnissen wohl nie vollständig. Will man die Entwicklung von Mutterspross, Blatt- und Achselspross genauer verfolgen, so ist das erste Frühjahr die günstigste Zeit. Untersucht man von den sich eben entfaltenden Knospen eine grössere Zahl im medianen Längsschnitt — es lagen mir 15 Schnittserien, für welche die Objecte so orientirt wurden, dass der Schnitt die gegenständigen Blätter genau halbirte, vor —, so wird man zunächst verschiedene Entwicklungsstadien des Vegetationspunktes wie der ihm unterstellten Theile finden. Aus dem Vergleich ergibt sich die Entwicklungsgeschichte. Um die Darstellung nicht unnöthig zu compliciren, wollen wir uns hierbei zunächst vorstellen, die Blatt- und Sprossanlage vollziehe sich nur in der vom Schnitte getroffenen Medianebene.

Gehen wir in unseren Betrachtungen von dem in Fig. 1, Taf. XVI gezeichneten Entwicklungsstadium aus. An der Sprossspitze sind nahezu terminal gestellt zwei in ihrer Ausbildung schon ziemlich vorgeschrittene Blätter vorhanden. Zwischen beiden befindet sich die nur ganz schwach convexe Scheitelfläche (a—b). Ein

Vegetationspunkt in Kegelform fehlt somit. Die ideelle Scheitelspitze des Organs (S) befindet sich in der Mitte der genannten Fläche.

Während in den Blättern die procambiale Differenzirung eben beginnt, liegt zwischen ihnen — unter der Scheitelfläche — noch typisch embryonales Gewebe. Dasselbe setzt sich aus Kammern zusammen mit die Hauptmasse ausmachendem Zellkern und einem dichten, noch keine Vacuolen zeigenden Plasma.

Sachs<sup>1)</sup> bezeichnet neuerdings den Zellkern und das von ihm beherrschte Plasma als Energide. Aus Energiden baut sich die Pflanze auf. Diese sind im morphologischen und physiologischen Sinne als Einheiten bildungsfähiger Theile des Pflanzenkörpers aufzufassen. Ihre Haupteigenschaft bestehe in einer inneren Thatkraft oder, wenn man so will, Lebenskraft.

Die Energiden können sich durch Zellhäute abgrenzen. Die Zellhaut gehört nicht zu dem Begriff Energide. Der Vegetationspunkt besteht aus abgegrenzten Energiden, aus einem Energidensystem, dessen gleichwerthige Elemente sich unter einem gemeinsamen Gestaltungsgesetz befinden. Erst mit der Herstellung definitiven Gewebes kommt ihnen ein mehr individuelles Wachsthum zu.

Die Vermehrung der Energiden — sie wird durch die Kernteilung eingeleitet — bewirkt Wachsthum. Man kann somit annehmen, dass die äussere Form eines noch aus embryonalem Gewebe bestehenden Organs der Ausdruck elementarer Wachsthumsvorgänge ist. Sie ergibt sich aus dem Verhalten durch directe Beobachtung verfolgbarer Theile des Energidensystems.

Um hier eine bestimmtere Vorstellung zu gewinnen, wird es zweckmässig sein, von einer Grundform der abgegrenzten Energide auszugehen. Die Letztere möge, so lange sie unter einem gemeinsamen Gestaltungsgesetz steht, als Kammer bezeichnet, der Ausdruck Zelle — das ist Energide und Zellhaut — dagegen für die ältere individualisirte Form gebraucht werden. Eine Uebergangsbezeichnung zu dieser dürfte sich empfehlen, weil der Begriff Zelle im Hinblick auf die Entwicklungsgeschichte ja ein secundärer sein soll, seine Verwendung bei jugendlichem, in Bezug auf die Bildungsthätigkeit in der Pflanze eine Hauptrolle spielenden Gewebe aber zu Schwierigkeiten in der Darstellung führen würde.

---

1) Sachs, Beiträge zur Zellentheorie. Flora 1892, p. 57 ff.

Als Grundform der Kammer könnte nun die kubische gelten. In Bezug auf das Wachsthum lassen sich dann zwei Fälle unterscheiden. In dem einen bleibt die kubische Form — auf geometrische Genanigkeit kann sie hier wie für die Folge keinen Anspruch machen — so ziemlich erhalten, es findet somit ein mehr gleichmässiges Wachsthum statt. In dem anderen geht sie in die einer quadratischen Säule über, das Wachsthum ist somit ein mehr einseitiges.

In dem letzteren Fall bedarf es nur des Einschiebens einer senkrecht zur Längsachse der Kammer gestellten Wand, und wir haben einen Complex von zwei wieder die typische Grundform zeigenden Kammern. Bei der vorhergehenden Vermehrung der Energide liegt, soweit ich das beobachten konnte, die Längsachse der Kernfigur stets parallel derjenigen der in Theilung getretenen Kammer.

Folgt ein Complex schichtenförmig geordneter Kammern einem derartigen Wachsthumsmodus, so zeigen sie unter sich betrachtet eine Art Flächenwachsthum. Es bleibt hier, wie dies ja bei der jugendlichen Epidermis am schärfsten hervortritt, die Schicht als solche erhalten.

Letzteres ist weitaus weniger der Fall bei mehr gleichmässiger Vergrößerung der Kammern, in die, sollen sie wieder in kleine kubische Formen zurückgeführt werden, nach einer Wiederholung der Kerntheilung, rechtwinkelig sich schneidende Wände eingefügt werden müssen. Wachsen Kammerncomplexe nach diesem Modus, so vertreten sie mehr das körperliche Wachsthum, das besonders da angezeigt ist, wo es sich um Herstellung des massiven Kernes eines Organes oder die Zuwachse zu einem solchen handelt.

Als Uebergangsformen endlich können diejenigen Kammern gelten, die zwar ein körperliches, dabei aber ungleiches Wachsthum der Art einleiten, dass die untere oder obere Hälfte in Bezug auf die Vergrößerung mehr oder minder bedeutend überwiegt. Es führt dies zu prismatoidalen Körpern mit unvollständiger Kreuztheilung. In der kleineren Hälfte unterbleibt die Schlusstheilung. Hierher gehören Complexe, die zwischen solche mit Flächen- und solche mit körperlichem Wachsthum in obigem Sinne eingeschaltet sind und den Uebergang von dem einen zum andern Wachsthum vermitteln. Ferner sei an die entstehenden seitlichen Glieder einer

Achse erinnert, wo bestimmte Kammern sich etwa nach Art eines zu öffnenden Fächers vergrössern.

Gewöhnlich erlangen die Kammern des embryonalen Gewebes eine bestimmte Grösse, um dann nach dem einen oder andern eben beschriebenen Modus in die kleinen kubischen Formen zurückgeführt zu werden. Es ist nun nicht ausgeschlossen — dies kommt vor, wenn ein sehr ausgiebiges Wachsthum des Organs in einer bestimmten Richtung vorbereitet wird —, dass die Theilungen der Vergrösserung der Einzelkammern gewissermassen voraneilen. Besonders in den einem einseitigen Wachsthum folgenden Complexen findet man dann die doppelte oder gar dreifache Zahl von senkrecht zu der angestrebten Wachstumsrichtung eingeschalteten Wänden. Diese drängen sich oft so, dass ganz schmale Kammern entstehen, die dann nach oder während der Durchführung der vorbereiteten Wachstumsphase lediglich durch Vergrösserung wieder in die normalen Formen zurückgebracht werden.

Mikroskopisch verfolgbare ist die Grössenzunahme der Kammern des embryonalen Gewebes in Folge der Brechung, welche die Abgrenzungswände erfahren. Eben eingeschaltet verlaufen diese ungebogen, die Erscheinung ist somit eine secundäre. Die neuen zur Kreuztheilung einer Kammer führenden Wände treffen an der Kreuzungsstelle zunächst scharf aufeinander. Erst nach und nach tritt hier eine Wandverschiebung ein. Diese markirt im Verein mit Wänden des Gesamtcomplexes während und nach der Vergrösserung und der Wiederholung der Theilung der Tochterformen die neu entstandenen Complexe. Es ist nicht ausgeschlossen, dass eine derartige durch die Brechung gekennzeichnete Umgrenzung für die genetische Beurtheilung auch noch einer weiteren Generation ausreicht. Natürlich verliert die Umgrenzung in dem Maasse an Schärfe, als der Complex an Einzelgliedern zunimmt.

Auf Grund dieser Ausführungen werden wir uns leicht hinsichtlich der Vertheilung des Wachstums in dem Vegetationspunkt zu rechtfinden.

In dem in Fig. 1, Taf. XVI gegebenen Entwicklungsstadium lagen an der Scheitelfläche (a—b) schichtenförmig geordnet Kammern, die augenscheinlich einem Flächenwachsthum senkrecht zur Längsachse des Organs folgen. Es handelt sich hier um die Vergrösserung der zur Zeit kleinen Scheitelfläche, mit der die entstandenen

einander genäherten jüngsten Blätter von einander rücken. Für die später erfolgende Neuanlage solcher wird Platz geschaffen.

Die anschliessend tieferen Lagen (2—3) sind diesem Wachsthum, wenn auch auf andere Weise, gefolgt. Sie haben ein mehr körperliches Wachsthum hinter sich, ein solches im Gegensatz zu den erst erwähnten Lagen unter Kreuztheilung ihrer Elemente. In den Decklagen war damit die Schichtenanordnung erhalten geblieben. In den tieferen Lagen dagegen verliert sie an Deutlichkeit. Letzteres gilt besonders von Lage 4, an der sich das Bestreben nicht verkennen lässt, die Elemente in Reihen parallel zur Längsachse des Organs zu stellen. Der Uebergang aus Lagen gleichlaufend mit der Scheitelfläche in derartige Längsreihen tritt in ausgesprochenster Form an den anschliessend tieferen und besonders den centralen Schichten (M) hervor, deren Elemente sich ausserdem durch ihre Grösse auszeichnen.

Wir haben es hier mit einer neuen Erscheinung zu thun. Die zuerst betrachteten Lagen bestanden aus typisch embryonalem Gewebe. Nach Sachs<sup>1)</sup> ist dieses nicht nur als Ausgangspunkt für die Organanlage, sondern auch als solcher für die Dauergewebe zu betrachten. Das am frühesten entstehende Gewebe war, wie ich an anderer Stelle hervorhob<sup>2)</sup>, das Mark. Die oben näher bezeichneten, die Reihenanordnung anstrebenden Schichten können nun als die Initialgruppe des Markes bezeichnet werden. Hier vollzieht sich der Uebergang des typisch embryonalen Gewebes in das sich individualisirende.

Während embryonales Gewebe das Bestreben zeigt, seine Kammern, wie angegeben wurde, wieder in die kubische Grundform zurückzuführen, stehen Vergrösserung und Theilung der sich individualisirenden Elemente in Uebereinstimmung mit Form und Zweck des zu schaffenden Gewebes. Aus der Verzögerung der Theilung oder dem Ausfall von Wänden in einer bestimmten Richtung ergeben sich mehr allseitig oder mehr einseitig in die Grösse geförderte Zellen. Hand in Hand hiermit geht das Zurücktreten der Kerngrösse. Es färben sich die Kerne auch nicht mehr so intensiv, wie

1) Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg 1882, Bd. II, p. 713.

2) Ueber Bau und Wachsthum der Sprossspitze der Phanerogamen. I. Die Gymnospermen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik 1891, Bd. XXII, p. 529 ff.

in dem embryonalen Gewebe. Ferner treten die Vacuolen auf, es werden grössere intercellulare Räume hergestellt, es beginnt schliesslich das Dickenwachsthum der Zellwand.

Der oben als Initialgruppe des Markes bezeichnete Complex zeigt die Anfänge einer derartigen Individualisirung. Diese ist vorgeschritten an den unterstellten Zellen (bei M). Die Theilungsthätigkeit bleibt hierbei den jungen Markzellen nicht nur erhalten, sie ist sogar eine sehr lebhafte. Vor Allem handelt es sich um die zu dem hier besonders hervortretenden Längenwachsthum in Beziehung stehenden Querwände. Längswände — sie führen zur Verdoppelung der Reihen — sind indessen keineswegs ausgeschlossen und werden besonders in peripherischen, an das procambiale Gewebe anstossenden Lagen eingeschaltet. Das Dickenwachsthum des Markcylinders wird hierdurch unterstützt.

Das procambiale Gewebe kann als eine Uebergangsform des embryonalen in das definitive aufgefasst werden. Da in diesem Fall das Letztere — also das Gefässbündel — aus zum Theil sehr complicirt gebauten Zellformen besteht, die von ersterem so wesentlich und in weitaus höherem Maasse abweichen als etwa das Parenchym, so ist es leicht verständlich, dass die Uebergangsform qualitativ wie quantitativ hervortritt. In Bezug auf die Quantität wäre zu berücksichtigen, dass die Herstellung complicirt gebauter Zellen längere Zeit in Anspruch nimmt, als etwa das verhältnissmässig einfache Parenchym.

Das Procambium entsteht frühzeitig in dem jungen Internodium. Meist von dessen basalen Theilen ausgehend, schreitet die Differenzirung gegen und in das zugehörige Blatt vor. In der äusseren, also der Rückenhälfte des letzteren, beginnt auch die Anlage des parenchymatischen Gewebes, die an tieferer Stelle — in dem Internodium — bereits Fortschritte gemacht hat. Hier (unter  $i$ ,  $i_n$ , Fig. 1, Taf. XVI) ist schon deutlich erkennbares Rindengewebe ( $r$ ) vorhanden. In Bezug auf die Theilungsthätigkeit verhält sich dieses dem jungen Mark ähnlich. Die lebhaftesten Theilungen finden in einer dem Procambium angrenzenden Zone statt.

Das junge Internodium ist jetzt schon seinen Grundzügen nach angelegt. An der Basis wird mit der Anlage eines Seitensprosses eben begonnen. Dessen Entwicklung soll später im Zusammenhang beschrieben werden. Hier genügt es festzustellen, dass das Gewebe,

von dem die Neubildung ausgeht, embryonales, von ähnlichem der Sprossspitze durch schon differenzirtes Gewebe getrenntes ist. Als Trennungsschicht wäre, abgesehen von dem seinem Bau nach bereits beschriebenen Blatt, die Rinde des Internodiums zu nennen. Obwohl nun der entstehende Spross (Sp) der Scheitelfläche des Mutterorgans weitaus näher liegt als in den oben beschriebenen Fällen — über dem dritten bis vierten Blattpaar, gegenüber den achten bis zehnten der schwellenden Knospe —, so ist der Vorgang doch im Wesentlichen derselbe. Hier wie dort haben wir es mit einer Organanlage zu thun, die sich vom terminalen Vegetationspunkt zwar ableiten lässt, aber nicht direct aus ihm hervorgeht. Ein von diesem herrührender isolirter Complex embryonalen Gewebes, also eine Art intercallare Bildungsschicht, ist der Ausgangspunkt für das neue seitliche Organ.

Es wurde schon hervorgehoben, dass in Complexen von Kammern, die sich zu einem intensiven Wachsthum in einer bestimmten Richtung anschicken, ein Vorseilen der Theilung vor der Vergrößerung stattfinden kann. Fig. 2, Taf. XVI giebt ein Entwicklungsstadium, in dem augenscheinlich eine weitere Vergrößerung der Scheitelfläche (a—b), die sich ihrerseits schon etwas über die Insertionsstelle der jüngsten Blätter erhebt, angestrebt wird. Die Kammern der Decklage, besonders in der Nähe der letztgenannten Blätter, haben zahlreiche Wände senkrecht zur Oberfläche eingeschaltet.

Auch die nächst tiefere Schicht (1) verhält sich im Allgemeinen noch ähnlich, obwohl hier nicht zu verkennen ist, dass an bestimmten Stellen die Kammern ungewöhnlich in der Richtung der Längsachse des Organs gestreckt sind. Zuweilen ist sogar Neigung zu einem körperlichen Wachsthum vorhanden. Einem solchen folgen unter Kreuztheilung in ausgesprochener Form die anschliessend tieferen Lagen.

In dem in Fig. 3, Taf. XVI gegebenen Entwicklungsstadium hat sich die Scheitelfläche (a—b) nicht unbedeutend über die Insertionsstelle der jüngsten Blätter erhoben. Ein abgeflachter Auswuchs ist entstanden. Antheil an seiner Entstehung hatten unter ausschliesslichem Flächenwachsthum die schon als jugendliche Epidermis gekennzeichnete Decklage und ferner die einem derartigen Wachsthum früher ebenfalls folgende zweite Schicht (1). Die letztere hat nun mit Ausnahme einiger weniger Kammern in der Mitte

(unter S), welche in der Richtung der Längsachse des Organs auffallend stark vergrößert sind, den seitherigen Wachstumsmodus aufgeben, sie wächst — ebenso verhält es sich mit der dritten Schicht (2) — unter Kreuztheilung körperlich. Beide Schichten können sich hierbei in der Art ergänzen, dass da, wo Kammer-complexe der einen mit Wachsthum und Theilung zurückgeblieben sind, die andern unter umgekehrtem Verhalten ergänzend eintreten. Dass damit die Schichtenanordnung mehr und mehr verloren geht, ist aus Fig. 4, Taf. XVI ersichtlich, einer Zeichnung, in der das gesammte Internodium mehr berücksichtigt wurde.

In diesem sowohl wie in den zugehörigen jüngsten Blättern hat die Gewebedifferenzirung schon wesentliche Fortschritte gemacht. Auch der junge Achselspross ist weiter entwickelt. Wir finden an ihm bereits das erste lateral gestellte Blattpaar vor.

Am meisten interessirt uns das Verhalten des Scheitels des Mutterorgans. War dieser früher ein abgeflachter Auswuchs, so zeigen sich jetzt Erhebungen, die ersten Anfänge eines neuen Blatt-paares (v v.). Diese entstanden an den Stellen, an denen, wie erwähnt, Kammern der zweiten Schicht, entgegen ihrem früheren Verhalten, ein körperliches Wachsthum einleiteten. Die ursprünglich einfache Lage wurde hier in eine drei- bis vierfache übergeführt. Es entstanden local Kammercomplexe, an denen nach dem schon Gesagten eine scharfe Schichtenanordnung nicht zu erwarten ist.

Mit der Anlage der Blätter tritt auch das neue Internodium als solches schon deutlicher hervor (a—b Fig. 5, Taf. XVI). Der anfänglich niedere Auswuchs der Sprossspitze hat sich verlängert, es steht eine Phase weiteren und zwar intensiven Längenwachsthums bevor. Als eine solche vorbereitend kann man das Einschieben zahlreicher, sich dicht drängender Querwände, besonders in der Decklage basaler Theile des neuen Internodiums betrachten. Indessen schicken sich auch centrale Complexe hierzu an. Insoweit solche der dritten Schicht (2) in Betracht kommen, werden die Kammern unter Kreuztheilung in kleine Formen zurückgeführt. Die Schichtenanordnung wird hier undeutlich. In noch weit höherem Maasse ist dies an nächst tieferer Stelle der Fall (3). Auch hier finden wir die Kammern im Stadium der Zurückführung in kleine Formen. Deren tiefer gelegene gehen eben, unter Beginn der Individualisirung, in die für das Mark charakteristische Reihenanordnung



über. Genügendes Material für die Herstellung eines ziemlich massigen centralen Gewebekernes für das neue Internodium ist somit vorhanden.

Giebt Fig. 6, Taf. XVI ein Entwicklungsstadium, in dem Alles für eine intensive Längsstreckung des neuen Internodiums vorbereitet ist, so zeigt Fig. 7, Taf. XVI ein solches, in dem die Streckung bereits grösstentheils erfolgte. An Stelle der kleinen centralen Formen finden wir grössere. Die jugendlichen Markzellen sind nicht mehr zu verkennen. Bemerkenswerth ist das Verhalten der über diesen befindlichen Schicht 2. Aus den obersten Kammern des früher kleinzelligen, centralen Complexes hervorgegangen, schliessen sie sich, obwohl sie unter entsprechender Theilung körperlich gewachsen sind, mehr den beiden Decklagen des Scheitels an.

Das jugendliche Mark ist von einem Mantel umgeben, der noch zum allergrössten Theil aus embryonalem Gewebe besteht. Derselbe ging, wie der Vergleich mit Fig. 6, Taf. XVI lehrt, aus der nur Flächenwachsthum zeigenden ersten Lage hervor, ferner aus denjenigen Complexen der zweiten (1), welche unter den jungen Blättern liegen und sich nicht an deren Herstellung betheiligen (bei a u. b) und endlich aus Derivaten der dritten Lage (2), insoweit dieselben nicht zur Herstellung des Markes verbraucht wurden. Diese Abkömmlinge der beiden letztgenannten Lagen werden zu Rinde und Procambium.

Das letztere, das bald früher, bald gleichzeitig mit der Rinde entsteht, finden wir in dem in Fig. 7, Taf. XVI gezeichneten Entwicklungsstadium bereits vor. Es erscheint ferner bemerkenswerth, dass die Scheitelfläche nunmehr fast vollständig in der Bildung der neuen Blätter (*v v*,) aufgegangen ist. Aehnlich wie bei einem dikotylen Embryo erheben sich diese ziemlich terminal am Sprossscheitel. Die zwischen ihnen befindliche Thalfurche ist räumlich recht unbedeutend.

Entwicklungsgeschichtlich betrachtet entstehen die beiden Blätter fast ausschliesslich aus den beiden äusseren Lagen des mütterlichen Vegetationspunktes. Deren erste betheilt sich noch am wenigsten — unter Flächenwachsthum — an der Neubildung. Abkömmlinge der zweiten dagegen sind es, die unter körperlichem Wachsthum den Kern des Blattes herstellen. An dessen Basis wird der Kern im Uebergang in das Internodium, in das die Bildung

organisch eingreift, und von dem sie sich entwicklungsgeschichtlich nicht scharf abgrenzen lässt, verstärkt. Hier treffen wir nicht selten auch Complexe mit ungleichem körperlichem Wachsthum, also prismatoidale Formen mit unvollständiger Kreuztheilung.

Die Blätter entstehen somit — hierin liegt ein Hauptunterschied gegenüber der Sprossanlage — voll und ganz aus dem embryonalen Gewebe des mütterlichen Vegetationspunktes. Zudem geht dieser, wie dies auch schon Vöchting<sup>1)</sup> für die Melastomeen beschrieben hat, zeitweilig nahezu ganz in der Blattbildung auf. Die Scheitelspitze des Sprosses liegt dann in der Thalfurche, in der sich später eine neue Scheitelfläche sammt Blätter und Internodium zu bilden hat.

Vorbereitende Theilungen hierzu finden wir schon in dem in Fig. 8, Taf. XVI gegebenen Entwicklungsstadium. Charakteristische Theilungen der beiden Aussenschichten deuten darauf hin, dass es sich zunächst wieder um die Verbreiterung der auf ein Minimum reducirten Scheitelfläche (a, b,) handelt. Da das junge Internodium nebenher aber auch in die Länge wächst, so zerfiel die ehemalg dritte Schicht (2 Fig. 7, Taf. XVI) wieder in kleine Formen (2 u. 3 Fig. 8, Taf. XVI), die ihrerseits zur Verstärkung des centralen Kernes — also des schon vorhandenen Markes des Internodiums — beizutragen haben.

Dass eine solche stattfindet, lässt sich aus Fig. 1, Taf. XVI derselben, von der wir bei unsern Betrachtungen ausgegangen sind, folgern. Die kleinen Kammern sind einestheils zu Gunsten grösserer verschwunden, die sich der Reihenanordnung des Markes bereits anzupassen beginnen, andererseits finden wir eine gegenüber den ausschliesslich in die Fläche gewachsenen beiden Decklagen durch körperliches Wachsthum ausgezeichnete dritte Schicht (2), deren Kreuztheilungen so regelmässig einsetzen, dass man fast glauben könnte, man habe zwei ausschliesslich einem Flächenwachsthum folgende Lagen vor sich. Dass ein derartiges Bild nicht von Dauer ist, geht aus dem schon Gesagten hervor. Immerhin wäre hervorzuheben, dass das Hervortreten zahlreicher Schichten mit der Verbreiterung der Scheitelfläche in horizontaler Richtung zusammenfällt,

---

1) Vöchting, Die Entwicklung der Melastomeen. Hanstein's botanische Abhandlungen, Bd. III, 1875, p. 18 ff.

dass es ferner zu einer Zeit erfolgt, in der die Entwicklung des neuen Internodiums zu einem gewissen Abschluss gekommen ist.

Die vorstehende Darstellung berücksichtigt nur die Vorgänge, die sich in einer die gegenständigen Blätter halbirenden Ebene abspielen. Da die uns beschäftigende Pflanze keine zweizeilige, sondern decussirte Blattstellung besitzt, so setzt dies voraus, dass die neu entstehenden Blattpaare sammt Internodien verschieden zu einander orientirt sind. Wir müssen uns somit vorstellen, dass zur Zeit der grösseren Verbreitung der Scheitelfläche in der einen der hier in Betracht kommenden Medianebenen in der zu dieser senkrecht stehenden das nahezu vollständige Aufgehen des Vegetationspunktes in der Blattbildung zu beobachten sein wird. Mit anderen Worten, in der Thalfurche, welche zwischen den jüngsten Blättern liegt, erheben sich mit diesen alternirend demnächst die Höcker eines neuen Blattpaares.

Wenn seither vermieden wurde von Peri- und Antiklinie sowie den diesbezüglichen Curvensystemen zu sprechen, so berührt dies keineswegs das Princip der Aufstellung solcher. Es verstösst nicht gegen die Annahme der Unterordnung des den Vegetationspunkt zusammensetzenden Systems abgegrenzter Energiden unter ein gemeinsames Bildungsgesetz und spricht noch keineswegs für deren Selbstständigkeit, wenn aus Zweckmässigkeitsgründen die Vertheilung des Wachsthum in dem Gesamtcomplex weniger an der Hand des Verlaufs der in den Abgrenzungswänden gegebenen Curvensysteme als vielmehr durch die Beobachtung der Formänderung jener Elemente verfolgt wurde. Berücksichtigt man den Vegetationspunkt als Ganzes, so lassen sich die in den einfachen oder den kreuzweisen Theilungen der Kammern gegebenen Abgrenzungswände unschwer zu den diesbezüglichen Curvensystemen zusammenstellen. Durch die Wandbrechung bedingte Unregelmässigkeiten oder solche im Zusammenhang mit der Individualisirung von Zellen (Initialgruppe des Markes) sind nicht von principieller Bedeutung.

Die obige Darstellung greift nicht auf die Hanstein'sche Lehre von den drei Histogenen zurück.

Prüfen wir einmal, was denn eigentlich deren Aufstellung zu Grunde lag. Man fand mit der Organoberfläche gleichlaufende Mantellagen, die sich mit Ausnahme der äussersten gegen die Basis hin verdoppeln oder verdreifachen. Ferner war ein centraler Kern

sichtbar mit mehr oder minder scharfer Reihenanordnung seiner Elemente. Diese Reihen endigen in undeutlich geordnete Formen, die Plerominitia, deren Unterscheidung und Trennung von den deckenden, in Schichten angeordneten Initialen des Periblems so ziemlich allen Beobachtern Schwierigkeiten gemacht hat. Deren subjectivem Ermessen blieb es meist anheimgestellt, die Zahl der Periblemlagen zu bestimmen, woraus sich dann der mehr oder weniger willkürlich angenommene Rest als Initialgruppe des Pleroms von selbst ergab.

Dies spricht schon von vornherein dafür, dass zum Mindesten die beiden letztgenannten Histogene nicht, wie man doch von solchen erwarten sollte, in sich abgeschlossen sind. Auch die obige Darstellung liefert hierfür den Beweis, sie gestattet die Annahme, dass in den Vegetationspunkten einer und derselben Pflanze die Zahl der Periblemlagen je nach den verschiedenen Entwicklungsstadien eine wechselnde ist. In Fig. 1, Taf. XVI liessen sich beispielsweise drei Periblemlagen feststellen, in Fig. 8, Taf. XVI dagegen nur eine und auch diese erscheint in ihrem Bestand gefährdet. Sehen wir doch, dass sie zur Zeit der Herstellung von Blättern (Fig. 6, Taf. XVI) perikline Theilungen vornimmt, welche bis nahe zur Mitte der die Scheitelspitze des Sprosses in sich aufnehmenden Scheitelfläche greifen. Eine allerdings in diesem Falle nicht beobachtete vollständige Durchführung dieser Theilung ist wohl kaum ausgeschlossen.

Nach dem Gesagten ist es zum Mindesten wahrscheinlich, dass das mehr oder minder deutliche Hervortreten einer Schichtenanordnung in ursächlichem Zusammenhang mit bestimmten Wachstumsphasen des Vegetationspunktes steht. Eine derartige Anordnung dürfte begünstigt werden zur Zeit der Verbreiterung der Scheitelfläche. Ein Flächenwachsthum der Decklagen ist hier der am nächsten liegende Wachstumsmodus. Umgekehrt tritt die Schichtung zurück unmittelbar vor und während der Herstellung der Blätter, sowie der Anlage und Ausbildung des neuen Internodiums, also Wachstumsvorgängen, die sich hier vorwiegend in der Richtung der Längsachse des Sprosses vollziehen und ein mehr körperliches Wachsthum der Elemente schon zum Zwecke der Herstellung und Verstärkung eines massigen Kernes für beide Organe wünschenswerth erscheinen lassen.

Dass das Hanstein'sche Plerom nichts anderes ist, wie das entstehende Mark, dürfte als sicher angenommen werden. Wie alle

anderen Gewebe geht dieses aus dem embryonalen des Vegetationspunktes hervor. Es bedarf hierzu nicht der Vermittelung eines besonderen Histogens und zwar ebensowenig wie bei der Epidermis, deren Histogen allerdings im Sinne Hanstein's noch als am besten abgeschlossen gelten kann. Andererseits lässt sich das ausschliessliche Flächenwachsthum der Decklage auch damit erklären, dass bei den höheren Gewächsen das embryonale Gewebe dazu neigt, sich nach Aussen durch eine ausgesprochenere Hautschicht abzuschliessen.

Für die Entscheidung der Frage, ob bestimmte Organe am Vegetationspunkt oder entfernt von ihm entstehen, ist es wichtig, sich darüber zu einigen, was man denn überhaupt als Vegetationspunkt aufzufassen hat. Die äussere Form ist hier nicht zu verwerthen. Nach dem oben Gesagten kann man, wie dies Warming<sup>1)</sup> vorschlug, ebensowenig auf die Hanstein'schen Initialen zurückgreifen. Das Gleiche ist der Fall hinsichtlich der älteren, in Bezug auf die basale Abgrenzung recht unbestimmten Definitionen. Am zweckmässigsten wird es wohl sein, nur denjenigen Theil der Sprossspitze Vegetationspunkt zu nennen, der noch aus embryonalem Gewebe besteht.

Ergeben sich aus einer derartigen Definition da keine Schwierigkeiten, wo neue Internodien eben im Entstehen begriffen sind, so ist dies dann der Fall, wenn deren innerer Ausbau beginnt. Veranlassung hierzu giebt das zeitlich verschiedene Auftreten der einzelnen Gewebe, und von ihnen besonders des Markes als das zuerst entstehende. Nun würde es gezwungen erscheinen, stets schon an dessen Entstehungsstelle den Vegetationspunkt abzugrenzen. Unter eine derartige Querzone fiel peripherisch noch typisch embryonales Gewebe, das mit demjenigen der Sprossspitze direct zusammenhängt. Es ist wohl zweckmässiger, hier von dem jugendlichen Marke abzusehen und das äussere embryonale Gewebe an der Uebergangsstelle in definitives als entscheidend anzunehmen. Der Vegetationspunkt würde damit aus einer mehr oder minder mächtigen Hüllschicht derartigen Gewebes und einem eben in der Differenzirung begriffenen Kern bestehen, es wären ihm ferner diejenigen seitlichen Organe zuzuzählen, welche noch embryonale Gewebebeschaffenheit besitzen.

---

1) Warming, *Recherches sur la ramifications des Phanérogames etc.*, p. I ff.

Verfolgen wir jetzt die Anlage der Achselsprosse. Dass dieselben an der sich entfaltenden Knospe in der Achsel des 3—4-jüngsten Blattpaares entstehen, haben wir bereits gesehen und ebenso, dass sie aus embryonalem Gewebe hervorgehen, das mit demjenigen des Vegetationspunktes nicht mehr zusammenhängt. Nehmen wir einmal an, dass über dem entsprechenden Blatte eines Internodiums, das schon einen gewissen Abschluss in seiner Entwicklung erlangt hat (Fig. 1, Taf. XVI), eine Gruppe embryonaler Zellen dieses Internodiums, die sich auf drei Aussenlagen vertheilen, eine Art Fächerwachsthum vornimmt. Den Stiel des Fächers möge man sich in der dritten, das auseinandergehende Ende in der äussersten Lage denken. Mit Einleitung eines derartigen Wachsthums entstand aus verhältnissmässig wenigen Kammern ein Neubildungsheerd (Fig. 1, Taf. XVI bei i i), dessen aus dem Mutterorgan etwas vorgewölbte Decklage ausschliesslich in die Fläche gewachsen ist. Unter körperlichem Wachsthum dagegen geht die zweite Schicht — die dritte war an den Bildungsvorgängen noch wenig betheiligt — vor. Dieses ist insofern ein ungleiches, als in bestimmten Kammern die Volumzunahme eine mehr einseitige genannt werden muss. Wir finden unter der Scheitelspitze der Neuanlage, deren künftige Wachstumsachse in sich aufnehmend (unter Sp Fig. 1, Taf. XVI), einen Kammercomplex, der anschliessend an das Wachsthum der ihn deckenden Aussenlage sich hier stärker vergrössert hat als an seiner den Innenschichten zugekehrten Basis. Die Theilungen des Complexes entsprechen diesem ungleichen Wachsthum (Kappenbildung).

Der Bildungsheerd liegt, was hervorgehoben zu werden verdient, noch durchaus oberflächlich. Die tieferen Lagen — schon ausgebildetes Parenchym der Rinde des Mutterorgans — sind an der Neubildung noch unbetheiligt.

Schreitet das Internodium zur Anlage von Achselsprossen, bevor es den oben erwähnten vorläufigen Abschluss in seiner Entwicklung erlangt hat — etwa in einer nahestehenden früheren Phase, derjenigen der Längsstreckung —, so kann hierdurch die Neubildung beeinflusst werden. Die Wachsthumsvorgänge greifen dann ineinander ein. Unter dem Einfluss des Längenwachsthums des Mutterorgans wachsen die hier in Betracht kommenden Kammern der Neubildung weitaus weniger fächerförmig, als vielmehr gleichmässig körperlich, die Kappenbildung tritt mehr zurück. Kammern der

zweiten Lage — die erste erhält sich, wie oben beschrieben wurde — nehmen Kreuztheilungen vor (ii, Fig. 2, Taf. XVII). Aehnliches gilt, wenn auch unter Neigung zu Unregelmässigkeiten, von der dritten Lage, die sich entgegen dem oben beschriebenen Fall, schon energischer an der Zelltheilung betheiligt. Auch die vierte Schicht, aus Zellen bestehend, welche über das embryonale Stadium bereits hinaus sind, wird nach und nach in den Neubildungsheerd hineingezogen.

Für die nächsten Entwicklungsstadien ist es gleichgültig, ob die Neubildung sich aus einem in zeitweiligem Wachstumsstillstand befindlichen Mutterorgan mehr selbstständig herausgearbeitet hat, oder ob sie in Gemeinschaft mit diesem, beeinflusst durch im Gang befindliche Wachsthumsvorgänge, zur Anlage kam. Zunächst erfolgt eine Verbreiterung des Scheitels. Dieser verliert meist seine schwache Wölbung, er flacht sich ab (Fig. 3, Taf. XVII). Die Verbreiterung pflegt Hand in Hand mit einem bedeutenderen Dickenwachsthum des nächst tieferen Internodiums zu gehen, sie wird einerseits hierdurch unterstützt, andererseits veranlasst aber auch das genannte Wachsthum eine Verschiebung des Neubildungsheerdes. Die Sprossanlage rückt schärfer in die Achsel des zugehörigen Stützblattes, die genetischen Beziehungen zu der Mutterachse werden undeutlich.

Mit der Verbreiterung der Scheitelfläche (Fig. 4, Taf. XVI bei i—i,) zeigt sich aber auch ein schärferes Hervortreten der Schichtenanordnung. Die beiden Aussenlagen — die innere ist hervorgegangen aus den äusseren Derivaten gleichmässig oder ungleichmässig körperlich gewachsener Kammern — wachsen in die Fläche, sie verhalten sich somit ähnlich wie die entsprechenden Lagen des terminalen Vegetationspunktes zu Beginn der Verbreiterungsphase. Die dritte und vierte Schicht dagegen, ebenfalls hervorgegangen aus den genannten Kammercomplexen, zeigt gleichmässig oder ungleichmässig körperliches Wachsthum mit den entsprechenden Theilungen der Art, dass hieran die an der Uebergangsstelle des Neubildungsheerdes in die Rinde des Mutterorgans und andererseits des Stützblattes liegenden Formen sich stärker betheiligen, als die centralen, die Wachsthumssache der Neubildung in sich aufnehmenden. An ersterer Stelle entsteht ein Gewebemantel mit basal verdoppelten und verdreifachten Reihen, an letzterer ein Kern, dessen Initialgruppe vorzugsweise aus Kammern der ursprünglich

dritten Schicht gebildet wird, derselben, welche seiner Zeit die Grenze des Neubildungsheerdes gegenüber dem tieferen, schon parenchymatischen Gewebe des Mutterorgans abgab. Dieses Gewebe theilte sich inzwischen ebenfalls an der Neubildung (bei s Fig. 4, Taf. XVI). Die abgerundeten, Intercellularräume besitzenden Formen haben sich antiklin getheilt und die Derivate so orientirt, dass sie in basal erweiterten Reihen gegen die genannte, aus Derivaten der dritten Schicht hervorgegangene Initialgruppe gerichtet sind. Mit dieser machen sie den Kern der Neubildung aus.

Diese ist in ihren Grundzügen nunmehr angelegt (confocaler Bau). Sie entstand, wie hervorgehoben werden soll, einerseits aus einer oberflächlich gelegenen, quantitativ unbedeutenden Partie embryonalen Gewebes und andererseits aus tieferem, bereits differenzirtem Gewebe, das successiv in den Neubildungsheerd hineingezogen wurde. Letzteres ist in dem in Fig. 5, Taf. XVI gezeichneten Entwicklungsstadium bereits in hervorragendem Maasse der Fall. Ausser den zur Herstellung des Kernes bestimmten Zellen (bei s) werden hier auch tiefer liegende (bei q) in embryonales Gewebe zurückgeführt. Die hier in Betracht kommenden Formen bei q haben sich zur Zeit allerdings noch wenig und zudem recht unregelmässig getheilt. Sie geben, wie schon jetzt erwähnt werden soll, das zwischen Mutterachse und Neubildung einzuschaltende, vermittelnde Gewebe ab, dem später die Aufgabe zufällt, die Verbindung der beiderseitigen Gefässbündelsysteme — der Mutterachse und des Stützblattes einer- und der Neubildung andererseits — zu übernehmen.

Dass der Kern der letzteren noch nicht in einer dem terminalen Vegetationspunkt entsprechenden Schärfe hervortritt, liegt wohl daran, dass die Neubildung noch sehr wenig in die Länge gewachsen ist, vielmehr vor Allem auf die Verbreiterung der Scheitelfläche ausgeht, sowie auf die Herstellung der ersten, zu deren Schutze bestimmten Blätter.

Die obige Darstellung beruht auf dem Studium von Schnitten, welche in der Richtung der das Stützblatt und die Mutterachse längs halbirenden Mediane geführt wurden. Rechts und links von dieser Ebene erscheint die Neubildung räumlich bedeutender gefördert. Sie stellt ein abgeflachtes, in die Achselhöhle sich noch kaum erhebendes, elliptisches Podium dar, mit transversal orientirtem



grösserem Durchmesser<sup>1)</sup>. Den räumlichen Verhältnissen entsprechend erheben sich auch die ersten Blatthöcker (Sp Fig. 4 u. 5, Taf. XVI) lateral. Zwischen ihnen liegt eine Thalfurche und in ihr die an obigen Schnitten studirte Scheitelfläche.

Bald entstehen auch in dieser Furche, also median, Blätter. Ihrer Anlage hat eine weitere Verbreiterung der Scheitelfläche vorherzugehen. Verschiebungen der inneren, einem körperlichen Wachstum folgenden Zelllagen sind hierbei nicht ausgeschlossen, sie dürften durch das Dickenwachsthum des nächst tieferen Internodiums veranlasst werden. Die Aussenlagen besitzen ein Flächenwachsthum. Ausgenommen sind hiervon diejenigen Complexe der zweiten Schicht, welche sehr bald in die Blattbildung — sie stimmt entwickelungsgeschichtlich im Grossen und Ganzen mit derjenigen am terminalen Vegetationspunkt überein — eintreten.

Die Fig. 4 u. 5, Taf. XVII zeigen die Scheitelfläche vor und nach dieser medianen Verbreiterung. In der ersten Zeichnung finden wir unter den beiden Decklagen Complexe, die eben in die kleinen Formen zurückgeführt wurden. An der zweiten — die Anlage des erwähnten Blattpaares (Bl.) ist inzwischen erfolgt — lässt sich feststellen, dass die kleinen Kammern zum einen Theil für ein den Uebergang der jungen Blätter in die neue Achse, speciell deren Mantel, vermittelndes Gewebe, zum andern aber für die Verstärkung des Kerns der Neubildung Verwendung fanden.

Was zunächst den Letzteren anlangt, so besitzt dieser eine aus körperlich gewachsenen, verschobenen Kammern — sie befinden sich im Vergrösserungsstadium — bestehende Initialgruppe. Diese vermittelt den Uebergang in diejenige Partie, die seiner Zeit zum grösseren Theil aus schon differenzirtem Gewebe des Mutterorgans hervorging (M Fig. 5, Taf. XVII). Hier haben wir es bereits mit dem jugendlichen Mark zu thun.

Auch in dem den Kern umgebenden Mantel beginnt bereits die Differenzirung. Procambiale Formen machen sich an der Uebergangsstelle der neuen Achse in ihr Mutterorgan bemerkbar.

---

1) Man vergleiche auch die hiermit übereinstimmende Darstellung Schumann's in dessen Untersuchungen über den Blütenanschluss, 1890, p. 501, die Orientirung des Primords eines Laubsprosses oder eines Blüthensprosses betreffend.

Aus diesem ist der junge Spross noch wenig herausgewachsen. Der Hauptsache nach wurde seither ein Dickenwachsthum angestrebt. Nunmehr, nachdem der zarte Scheitel der Neubildung durch mindestens zwei Blattpaare geschützt ist, sind Anzeichen für ein beginnendes bedeutenderes Längenwachsthum vorhanden. Hierauf deuten die lebhaften Quertheilungen des jungen Markes und die noch auffälligeren ähnlichen einer nächst tieferen parenchymatischen Schicht (s Fig. 5, Taf. XVII) hin. Es ist anzunehmen, dass diese den Markkörper auf ähnliche Weise verstärkt, wie das in früheren Entwicklungsstadien seitens höherer, ebenfalls schon parenchymatischer Lagen geschah.

Unter dem eben genannten Theilungsheerd bemerken wir endlich noch die Uebergangsschicht des Mutter- und Tochttersprosses, die vor Allem die Gefässbündelverbindung herzustellen hat (bei q). Fürs Erste sind die Theilungen hier noch keine sehr lebhaften. Dies erklärt sich leicht. Hat es doch mit einer derartigen Verbindung zu einer Zeit keine Eile, in der in der Neubildung die procambiale Differenzirung erst beginnt.

Während der junge Spross nun fortfährt, in rechtwinkelig sich schneidenden Ebenen, neue Blätter — es handelt sich zunächst um Schuppenblätter — herzustellen, wächst er aus seinem Mutterorgan heraus. Dieses Längenwachsthum geht von dem jugendlichen Mark und den es umgebenden Mantellagen aus. Der Scheitel mit den Blattanlagen wird zunächst mehr passiv gehoben.

Im Gegensatz zu dem Vegetationspunkt der Mutterachse finden wir an der entstehenden Achselknospe keine ausgeprägte Differenzirung der jungen Internodien. Diese sind gestaucht, die Blätter liegen ziemlich dicht einander an. Hieran ändert sich auch wenig, wenn bereits junge Laubblätter zur Anlage gelangen. In der vegetativen Knospe des Hochsommers sind diese bereits grösstentheils vorhanden (Fig. 27, Taf. XIX).

Abweichend dagegen verhalten sich die Blütenknospen. Die internodiale Differenzirung tritt hier über den Schuppenblättern ein. Es entstehen ferner in den Blattachsen Inflorescenzen, die bereits in der Knospe des Hochsommers wesentliche Fortschritte gemacht haben. Eine derartige Knospe lässt sich von einer vegetativen schon äusserlich durch ihre Grösse unterscheiden.

Zur Ausbildung der vegetativen Knospe ist wenig mehr nachzutragen. Die Procambiumstränge entstehen meist in einer Mittelzone der neuen Achse, um sich von hier einerseits nach deren Blätter, andererseits nach dem Mutterorgan hin zu entwickeln. In der Medianebene läuft später von einem hinteren Blatt der Knospe ein Gefässbündel bogenförmig nach einem Gefässbündelstrang des benachbarten Internodiums der Mutterachse und zwar nach der Stelle, wo dieser sich gabelt, um dann nach oben in die Gabel einzumünden. Das dem Stützblatt zugekehrte Blatt der Knospe dagegen sendet sein Gefässbündel gewöhnlich unter mehr geradem Verlauf nach dem in ersteres Blatt ausbiegenden Bündel.

Die in den Fig. 9—12, Taf. XVI gegebenen Skizzen zeigen die Stellung der jungen Knospe zu ihrem Mutterorgan in verschiedenen Phasen ihrer Entwicklung. Ferner geht aus ihnen hervor, welche Vorkehrungen zum Schutze der Neubildung getroffen sind.

In Bezug auf letzteren Punkt spielt vor Allem das Stützblatt eine wichtige Rolle. Durch Dickenwachsthum über der im Entstehen begriffenen Knospe und durch Zurückbleiben an benachbarten Partien wird eine Art Höhle hergestellt. Vor ungünstigen äusseren Einwirkungen ist hierdurch die Neubildung, besonders bis zu dem Zeitpunkte geschützt, wo sie durch eigene Blätter ihren zarten Scheitel zu bergen im Stande ist.

Vergleichen wir die Entstehung des Sprosses mit derjenigen des Blattes, so fällt vor Allem auf, dass letzteres voll und ganz aus embryonalem Gewebe, also histologisch einheitlicher hergestellt wird als ersterer. Bei der Entwicklung des Achselsprosses kommt allerdings ebenfalls ein aus embryonalem Gewebe hervorgehendes Bildungscentrum in erster Linie in Betracht, in zweiter aber auch tiefer gelegenes, schon differenziertes Gewebe, das unter dem Einfluss des ersteren successiv in den Bildungsheerd hineingezogen wird. Das neue Organ entsteht aus histologisch ungleichwerthigen Elementen, es ist bis zu gewissem Grade ein combinirtes.

Ob die vegetativen Sprosse in Ausnahmefällen auch nach Analogie der Blätter zur Anlage gelangen können, wird später zu erörtern sein.

2. *Viburnum Opulus* L.

An der Winterknospe sind die Schuppenblätter vertreten durch eine festere, trockenhäutige, äussere und eine härtere, innere Hülle (Phyllomtute). Beide übernehmen sammt den wenigen, dafür aber in ihrer Entwicklung um so vorgeschrittenen Laubblattanlagen den Schutz der Knospe. Gewöhnlich sind nur zwei Laubblattpaare vorhanden. Das ältere, vorgeschrittenere (d. Fig. 9, Taf. XV) ist vielfach zusammengefaltet (schneckenförmige Einrollung). Das jüngere, in unserer Zeichnung median durchschnitten (1), zeigt den Beginn der Fältelung. Die zwischen den zahlreichen Falten und ebenso den äusseren Hüllen vorhandenen Luftschichten schützen als schlechte Wärmeleiter die junge Achse vor allzujähren Temperaturschwankungen. Zudem ist der zarte Scheitel der Achse nahezu vollständig von bauchigen Auswüchsen gedeckt, welche die jüngsten Blätter hergestellt haben (bei A Fig. 10, Taf. XV).

Axilläre Bildungen fehlen noch vollständig, sie entstehen auch nicht während des Schwellens der Knospe zu Beginn der neuen Vegetationsperiode. Letzterer Vorgang wird durch das Wachstum der Laubblätter und durch Streckung der Internodien veranlasst (Fig. 11, Taf. XV). Mit der Entfaltung der Knospen werden die Hüllen, deren Reste zum Theil unter Ergrünen noch einige Zeit erhalten bleiben, gesprengt. Die Laubblätter entwickeln sich weiter. Das innere derartige Blattpaar giebt den Vegetationspunkt frei, der alsbald mit seinem Wachstum beginnt. Letzterer erhebt sich über die Insertionsstelle des genannten Blattpaares, er legt ein neues Paar Laubblätter an.

In dem in Fig. 12, Taf. XV gegebenen Entwicklungsstadium zeigt dasselbe — es ist das 4älteste der jungen Achse — bereits Fortschritte. Die Achse erhält somit, ähnlich wie bei *Syringa*, einen quantitativ allerdings bedeutenderen Zuwachs in der neuen Vegetationsperiode und ist demgemäss keineswegs ausschliesslich auf die Organanlagen des Vorjahres angewiesen.

Auch in dem letztgenannten Entwicklungsstadium fehlen noch die Achselsprosse. Mit ihrer Bildung wird meist erst dann begonnen, wenn noch zwei weitere Blattpaare zur Anlage gelangt sind (Fig. 13, Taf. XVI bei Sp). Zuerst entstehen die Sprosse über den vorjährigen und dann über den diesjährigen Blättern. Man findet,

was diese angeht, die jüngsten Sprossanlagen über dem 4. jüngsten Blattpaar.

Der Vegetationspunkt von *Viburnum* bildet eine Art Uebergang von den flachen Vegetationspunkten, die wie bei *Syringa* zeitweilig fast vollständig in der Herstellung der Blätter aufgehen und anderen, die in Kegelform hervortreten, und diese auch vor und nach der hier an tieferer Stelle erfolgenden Blattbildung beibehalten. Bei *Viburnum* ist zu bestimmten Zeiten, vor der Entstehung eines neuen Blattpaares, die Kegelform am ausgesprochensten, sie tritt, ohne vollständig in eine Fläche überzugehen, sehr zurück nach der Herstellung neuer Blätter und zwar in dem Maasse, als über diesen befindliche Theile des Vegetationspunktes in die Blattbildung hineingezogen werden.

Die Blätter entstehen auch hier ausschliesslich aus embryonalem Gewebe der Sprossspitze, die Seitensprosse dagegen aus von diesem nur ableitbaren, das sich zwischen bereits differenzirtem erhalten hat. Entwicklungsgeschichtlich gehören die genannten Sprosse zur primären Achse. Später rücken sie von dieser in die Blattachsel, woselbst sie auch verbleiben.

### 3. *Berberis vulgaris* L.

Die Pflanze ist hier angereicht, weil sie einen dauernd kegelförmigen Vegetationspunkt besitzt. Untersucht wurde die eben austreibende Knospe (Längstrieb) des ersten Frühjahrs, wobei sich herausstellte, dass die Achse, wie in den seither betrachteten Fällen, einen Zuwachs seitens des Vegetationspunktes erhält. Das Studium der diesbezüglichen Verhältnisse ist durch die spiralige Blattstellung wesentlich erschwert. Mediane Schnitte durch die Sprossspitze treffen von den seitlichen Organen nur wenige median. Will man sich über deren Anlage und Wachsthum unterrichten, so muss man auch die dem Medianschnitt anschliessenden Schnitte einer und derselben Serie aufs Genaueste prüfen, die dann ihrerseits die Scheitelspitze nicht halbiren. Hierdurch ist die Einsicht in den Zusammenhang der Letzteren mit den Blättern und Sprossen sehr beeinträchtigt. Es kommt viel, wenn nicht Alles, auf ein geschicktes Combiniren der Einzelglieder einer Schnittserie an.

Gewisse Beziehungen zwischen der Anlage seitlicher Organe, speciell den Blättern und der Gestaltung des Vegetationspunktes, scheinen vorhanden zu sein. Wie gleich hier erwähnt werden soll, fand ich bei Pflanzen mit spiraliger Blattstellung nie flache, in der Blattbildung fast völlig aufgehende Vegetationspunkte. Dieselben kamen am häufigsten vor bei Pflanzen mit decussirten Blättern oder vielleicht Quirlstellung überhaupt. Damit ist keineswegs ausgeschlossen, dass der Vegetationspunkt hier nicht auch in Kegelform auftritt.

Die Höhe des Kegels — die Insertionsebene des jüngsten Blattes als Basis angenommen — ist bei *Berberis vulgaris* in den verschiedenen Entwicklungsstadien nicht gleich. Das Längenwachsthum scheint mehr periodisch in der Weise vor sich zu gehen, dass Phasen eines zeitweiligen Wachsthumstillstandes mit der Anlage neuer Blätter zusammenfallen und umgekehrt die letztere unterbrochen wird zu einer Zeit, in der der Vegetationspunkt eine räumliche Förderung in die Länge erfährt.

Beginnen wir mit einem Entwicklungsstadium, in dem diese gerade erfolgt ist (Fig. 1, Taf. XVIII). Gleichlaufend mit der Oberfläche finden wir vier als solche deutlich hervortretende, ein Flächenwachsthum zeigende Aussenlagen. Die beiden inneren (2) gehören dessenungeachtet genetisch zusammen.

Von einem derartigen Mantel wird, nach Aussen durch die Lage 3 abgegrenzt, ein Kern umschlossen, der ebenfalls noch völlig aus embryonalem Gewebe besteht. Seine Kammern sind gleichmässig oder ungleichmässig körperlich gewachsen, derart, dass basale hierbei bevorzugt werden.

Ein Uebergang in die zweite Phase wird mit der Anlage eines in unserer Zeichnung nicht median getroffenen Blattes (Bl.) eingeleitet. In Fig. 2, Taf. XVIII kommt die letztgenannte Entwicklungsphase, diejenige der Blattbildung, zur Darstellung. Der Vegetationskegel ist hier weitaus weniger hoch. Auch die Anordnung der ihn zusammensetzenden Elemente ist eine andere. Am meisten betrifft dies die oben als Mantel bezeichneten Aussenlagen. Während allerdings die Deckschicht, die jugendliche Epidermis, unter Flächenwachsthum ihre scharfe Abgrenzung beibehalten hat, fand an anschliessend tieferer Stelle ein körperliches Wachsthum unter Verschiebung der Wände der Muttercomplexe statt. Dieses scheint

einerseits in Beziehung zu der Anlage seitlicher Organe zu stehen und zwar auch an den Stellen, die nicht direct in solche hineingezogen werden, andererseits aber auch zu einer Verbreiterung der Scheitelspitze (S) unter fächerartigem Wachsthum. Bei einer derartigen augenscheinlich periodisch und langsam vor sich gehenden Regeneration des Scheitels wird der Zusammenhang terminaler Kammercomplexe mit seitlichen der zugehörigen Lagen unterbrochen. Die Schichtenanordnung verwischt sich. Dies ist sowohl bei der subepidermalen, als auch der genetisch zusammengehörigen, oben erwähnten Doppellage der Fall.

Der von einem an bestimmten Stellen seine Elemente derartig verschiebenden Mantel eingeschlossene Kern stimmt mit demjenigen der ersten Phase noch am besten überein. Zum Theil — an derjenigen Querzone, welcher die jüngsten Blätter angehören — geht er bereits in jugendliches Mark über. Die obere Hälfte kann als Initialgruppe, der die stetige Ergänzung des Markes zufällt, betrachtet werden.

Wird nun eine solche gelegentlich einer neuen Phase des Längenwachsthums vorgenommen, vergrößern und vor Allem verlängern sich die Kammern der Initialgruppe, werden sie durch ähnliches Verhalten der inneren Elemente der mehrfach genannten Doppellage unterstützt, während die den so vorgehenden centralen Körper deckenden Mantellagen unter mehr oder minder intensivem Flächenwachsthum folgen, so kann der niedere Kegel wieder zu dem hohen werden, von dessen Betrachtung wir ausgingen und zwar unter Wiederhervortreten der regelmässigen Anordnung der Mantellagen. Die Scheitelgruppe der letzteren liesse sich als die jetzt am schwächsten wachsende, mehr passiv gehobene denken.

Ein ausgesprochenes Dickenwachsthum beginnt erst an der aus dem Kegel ausscheidenden, die jüngsten Blätter tragenden Querzone. Hier theilen sich auch die Mantellagen local längs, ebenso wie das centrale, als jugendliches Mark nicht mehr zu verkennende Gewebe.

In der oben gegebenen Darstellung spricht vor Allem gegen die Hanstein'sche Histogene, dass diese, speciell hier das Periblem, keine rechte Beständigkeit besitzen. An einer und derselben Pflanze ist, worauf seither zu wenig Werth gelegt wurde, die Zahl der Initiallagen des letzteren eine verschiedene, je nach den, wie es scheint, hiermit in Beziehung stehenden Einzelphasen des Wachs-

thums der Sprossspitze. Es liegt nahe anzunehmen, dass embryonales Gewebe bestrebt ist, sich nach Aussen abzugrenzen. Am schärfsten kommt dies in dem Verhalten der Decklage, von hier successiv nach Innen abnehmend, zum Ausdruck und in demselben Maasse stellt sich ein körperliches Wachsthum ein. Letzteres erfolgt schliesslich im Zusammenhang mit Individualisierungsvorgängen, die zunächst das jugendliche Mark betreffen und keinen Anlass zur Aufstellung eines besonderen diesbezüglichen Histogens geben.

Die jugendlichen Blätter — sie entwickeln sich zu Dornen — entstehen wiederum ausschliesslich aus dem embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes. Dies geschieht hier allerdings an wesentlich tieferer Stelle, also ausgesprochen seitlich. Ferner tritt die internodiale Differenzirung nicht so früh hervor, wie bei den Pflanzen mit decussirter Blattstellung.

Die Anlage der Achselsprosse — sie wurde hier an den bereits entfalteten Frühjahrsknospen studirt — erfolgte ziemlich nahe am Sprossscheitel. Wie aus Fig. 1, Taf. XVIII bei Sp ersichtlich ist, finden wir die ersten Anfänge schon zwischen den mit 1 und 3 bezeichneten jungen Blättern. Der hierfür in Betracht kommende quantitativ unbedeutende Complex embryonalen Gewebes verbindet — es fehlt hier noch jede ausgeprägtere internodiale Differenzirung — die genannten jungen Blätter, von denen das obere ganz, das untere zum grossen Theil aus embryonalem Gewebe besteht. Somit hängt der genannte Complex noch mit ähnlichem Gewebe des Vegetationspunktes zusammen. Wir haben einen Fall vor uns, in dem von einer vollständigen Isolirung jedenfalls nicht gesprochen werden kann.

Ist eine solche nicht vollkommen, so ist sie es doch theilweise. Nach unten, gegen das Stützblatt hin, bezeichnet der Complex so ziemlich die Grenze des Vegetationspunktes, er ist ferner, nach Innenpartien der primären Achse hin, insofern abgegrenzt, als hier bereits ausgebildetes Parenchym liegt, dasselbe, welches sich später an der Neubildung betheiligt, die sich gerade hierdurch von dem entstehenden Blatte unterscheidet.

Ob der in den Neubildungsheerd eintretende Complex zu der primären Achse oder zu dem Stützblatt gehört, lässt sich hier nicht mit Sicherheit feststellen. Thatsächlich befindet er sich genau in der Blattachsel. Auf Grund von Analogieschlüssen ist die erstere Annahme die wahrscheinlichere. Gelegentlich des Dicken-



wachsthums der primären Achse, speciell des nächst älteren Internodiums, könnte der Complex von dieser in die Achsel verschoben worden sein und zwar zu einer Zeit, in der er noch nicht in die zur Sprossanlage führenden Wachsthumsvorgänge eingetreten ist.

Was die letzteren anlangt, so finden wir auch hier wieder zunächst ein fächerartiges Wachsthum (Fig. 1 u. 2, Taf. XVIII bei Sp), das sich in drei Aussenlagen auf ähnliche Weise wie bei *Syringa* abspielt. Während einer derartigen Vergrösserung des Complexes greifen Wachsthumsvorgänge der Mutterachse ein. Wir haben oben angenommen, dass vor oder mit dem Hervortreten des Neubildungsheerdes, in Folge des Dickenwachsthums des nächst tieferen Internodiums, Verschiebungen stattfinden. Diese Annahme wird unterstützt durch die jetzt verfolgbaren ferneren Verschiebungen der Neubildung. Deren Längsachse liegt sehr bald nicht mehr so, dass sie den von Mutterachse und Stützblatt gebildeten Winkel etwa halbt, sie verläuft jetzt parallel mit der primären Achse, es ist der junge Spross nunmehr vertical orientirt (Fig. 6, Taf. XVIII).

Damit sind die Verschiebungen noch lange nicht zu Ende. Besonders unter Wachsthum eines das Stützblatt und seine Achse verbindenden Gewebepolsters wird die Neubildung so orientirt, dass sie, nunmehr scheinbar auf dem Blatte sitzend, ihren Scheitel direct gegen die Mutterachse richtet (Fig. 7, Taf. XVIII). Wie wir noch sehen werden, ist eine derartig auffallende Stellung nicht von Dauer.

Zeigt in den ersten Entwicklungsstadien die Neubildung nicht die gewöhnliche Schichtung, so ändert sich dies bald. Der in der Blattachsel hervortretende kleine Höcker (Sp Fig. 2, Taf. XVIII) verbreitert sich in medianer Richtung bis fast aufs Doppelte (Fig. 3, Taf. XVIII) unter vorzugsweisem Flächenwachsthum, wobei auch der Anfang zur Herstellung des confocalen Baues gemacht wird. Ein-schliesslich der jugendlichen Epidermis sind zwei ziemlich scharf ausgeprägte Decklagen vorhanden.

Während des Verbreiterungsstadiums haben sich indessen auch die tiefer liegenden Gewebe — sowohl solche, welche dem Neubildungsheerd von vornherein angehören, als auch die, welche erst secundär in ihn hineingezogen werden (bei s u. q Fig. 3, Taf. XVIII) — vergrössert und getheilt. Es findet nun nach dem Uebergang in die gewöhnliche Schichtung eine Vertheilung des Wachsthums derart statt, dass an diesem nunmehr die Innenlagen einen hervor-

ragenden Antheil nehmen. Wie bei dem Uebergang des zeitweilig niederen Vegetationskegels des Mutterorgans in die schlanke Form ein centraler Kern körperlich, und zwar vorzugsweise in der Richtung der Längsachse, eine räumliche Förderung erfährt, so erfahren auch in der jungen Sprossanlage centrale Formen eine solche (i—i Fig. 4, Taf. XVIII).

Die Mantellagen folgen einer derartigen Verlängerung des Kernes im Grossen und Ganzen unter Flächenwachsthum. Unregelmässigkeiten sind aber hier insofern nicht ausgeschlossen, als die Abgrenzung der Kammern unter sich wie dem Kerne gegenüber oft eine wenig scharfe ist. Erst in späteren Entwicklungsstadien (Fig. 5, Taf. XVIII) wird eine volle Uebereinstimmung mit dem Vegetationspunkt der Mutterachse erzielt.

Schon während des Verbreiterungsstadiums bemerken wir an dem jungen Spross Blattanlagen (Fig. 3, Taf. XVIII bei 1 und 2), die indessen keine schnellen Fortschritte zu machen scheinen. Zum Mindesten sind die Blatthöcker in dem folgenden Entwicklungsstadium — der Vegetationskegel ist jetzt ein hoher — noch so ziemlich die gleich grossen (Fig. 4, Taf. XVIII). Bald darauf werden sie indessen wesentlich gefördert. Der Vegetationspunkt erscheint bei dieser Gelegenheit wieder als ein niederer Kegel (Fig. 5, Taf. XVIII).

Centrale Complexe der Neubildung gehen jetzt auch in das Mark über. Dieses wird nach der Tiefe hin durch Gewebe ergänzt, das seiner Zeit wieder in embryonales zurückgeführt werden musste (s Fig. 4, Taf. XVIII). An tiefster Stelle endlich finden wir eine aus ähnlichem Gewebe hervorgegangene Verbindungsschicht von Mutter- und Tochterbildung (q Fig. 4, Taf. XVIII) mit ebenfalls lebhaften Theilungen, die sich grösstentheils auf die Herstellung von Procambium beziehen. Es werden hier einerseits die nach dem Stützblatt führenden Gefässbündel (Pr—P Fig. 5, Taf. XVIII), andererseits diejenigen der Mutterachse (Pr,—P) der Neubildung angeschlossen.

Die letztere erhält nunmehr auch ihre definitive Stellung. Seither mit dem Scheitel gegen die Mutterachse gerichtet, wird sowohl anlässlich des Längenwachsthums des seitlich benachbarten Internodiums, als auch durch ähnliches Wachsthum der hinteren Hälfte der jungen Knospe selbst, diese von dem Stützblatt wieder in die Blattachsel verschoben. Hier verbleibt die Knospe, sei es unter

mehr verticaler, sei es unter Schrägstellung derart, dass die Längsachse den Blattwinkel etwa halbirt.

Das Stützblatt fungirt als ausgesprochenes Schutzorgan. Es wächst über der Neubildung, unter Herstellung eines Auswuchses, so gegen die Mutterachse, dass eine die jugendliche Knospe bergende Höhle entsteht (Fig. 6 u. 7, Taf. XVIII). Für die Folge, während das Stützblatt sich zum Dorn ausbildet, übernehmen die eigenen Blätter den Schutz des zarten Scheitels der Neubildung (Sbl Fig. 5, Taf. XVIII).

Die Entwicklung der Knospe im Hochsommer und ebenso die allerersten Wachsthumsvorgänge derselben im Frühjahr habe ich nicht weiter verfolgt. Auf Grund des Verhaltens der früher beschriebenen Pflanzen lässt sich wohl annehmen, dass die axillären Bildungen ebenfalls erst zu Beginn der neuen Vegetationsperiode zur Anlage gelangen. Diese könnte sich, was die erstentstehenden Seitensprosse anlangt, in Uebereinstimmung mit *Syringa* und *Viburnum*, also so vollziehen, dass hier mit dem embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes nicht mehr im Zusammenhang stehende Complexe ähnlichen Gewebes in die Herstellung der Neubildungen eintreten. Ein directer Zusammenhang, wie er oben beschrieben wurde, beträfe dann nur Sprossanlagen, welche später, nachdem die Winterknospe schon theilweise entfaltet ist, entstehen, er entiele auf den Zuwachs, welchen diese in dem laufenden Jahre erhält. Das Zurückführen der vegetativen Verzweigung direct auf den mütterlichen Vegetationspunkt wäre dann Ausnahme und nicht Regel, und hiermit würde es auch übereinstimmen, dass selbst die nahe der Scheitelspitze sich entwickelnden Achselsprosse von dieser noch durch eine Blattanlage getrennt sind, dass sie ferner hervorgehen aus einem Complex embryonalen Gewebes, der immerhin ein theilweise isolirter ist.

#### 4. *Acer Pseudoplatanus L.*

Im August untersuchte Knospen besitzen noch keine Achselsprosse. Wir finden hier einschliesslich der Niederblätter 10—12 ziemlich dicht einander anliegende Blattpaare vor. Die innersten sitzen einer abgeflachten Scheitelfläche auf, die äusseren dagegen sind mehr seitlich inserirt.

Zu Beginn der neuen Vegetationsperiode (Ende April) wurden Knospen geprüft, deren älteste Laubblätter sich eben entfaltet hatten. Ueber diesen sind Achselsprosse bereits vorhanden (Fig. 1, Taf. XIX bei Sp), während sie den nächst höheren, noch in der Knospenlage befindlichen Blättern fehlen (Fig. 1a, Taf. XIX). Der jährliche Zuwachs, welcher sich bei dieser Pflanze hinauszuziehen scheint, hatte noch nicht stattgefunden.

Da das Wachsthum der Knospe an zwei einander anschliessenden Entwicklungsphasen verfolgt werden soll, so interessiren Zahlenangaben über die Höhe und Breite der jugendlichen Internodien. Die Messungen berücksichtigen natürlich nur die Verhältnisse, wie sie sich aus einem Medianschnitt ergeben. Es beziehen sich die Zahlen genau genommen immer auf je zwei Internodien, da die senkrecht zu der Mediane stehenden Blätter sich den Messungen entzogen. Derartige nicht zu umgehende Ungenauigkeiten sind indessen für unsere Zwecke kaum von practischer Bedeutung.

Die Breite der Internodien wurde an deren Basis festgestellt und hierbei die hier und da vorkommende locale Ausbauchung etc. nicht berücksichtigt.

Die Breite des 1.—4. Internodiums betrug 0,7, 1,0, 2,1 und 3,5 mm. Davon entfallen auf das Mark 0,35, 0,7, 1,4 und 1,8 mm. Die Internodien sind hoch: 0,14, 0,35 und 1,4 mm. Das vierte Internodium war an dem Präparat nicht vollständig vorhanden. Für die Höhe fehlt somit die betreffende Zahl. Für die Breite dagegen genügte das vorhandene Stück, da sie, besonders bei schon etwas vorgeschrittenen Internodien, eine ziemlich gleichmässige ist.

In einem folgenden Entwicklungsstadium (Fig. 2, Taf. XIX) beträgt die Breite 0,65, 1,26, 2,5 und 3,9 mm (Mark: 0,28, 0,84, 1,56 und 2,1). Ferner die Höhe: 0,14, 0,35 und 3,5 mm. Hierin drückt sich zunächst ein beträchtliches Längenwachsthum des dritten Internodiums aus. Das ihm zuzuzählende nächst höhere Blattpaar sowohl, wie die folgenden jüngeren — drei oder körperlich betrachtet sechs — befinden sich noch so ziemlich in dem früheren Zustand (Fig. 2a, Taf. XIX). Als bemerkenswerth wäre noch hervorzuheben, dass in der Achsel des 3- resp. 6jüngsten Blattpaares (i Fig. 2a, Taf. XIX) mit der Anlage von Sprossen eben begonnen wird. Der für die Einzelbildung in Betracht kommende Complex — die histologischen Vorgänge geben zu einer besonderen Be-

schreibung keinen Anlass — war in diesem Fall wieder ein vollkommen isolirter. Zwischen ihm und dem terminalen Vegetationspunkt liegen Blätter mit bereits differenzirtem Procambium, sowie zum Mindesten auf der Rückseite schon deutlich parenchymatischen Gewebe.

Von Interesse ist die Lage und Herkunft des Neubildungsheerdes. Der in ihn übergehende, oberflächlich gelegene, quantitativ wenig beträchtliche Complex embryonalen Gewebes gehört ursprünglich zur primären Achse. Diese wird local im Uebergang in das nächst tiefere Internodium bis zu gewissem Grade passiv in die Breite gefördert, anlässlich des Dickenwachstums des letzteren. Dass in dieser Hinsicht zwischen den zwei hier in Betracht kommenden Internodien bedeutende Differenzen bestehen, zeigen schon die obigen Zahlenangaben. Das dritte Internodium war 2,5, das zweite mit dem Neubildungsheerd 1,2 mm breit, wovon auf das Mark 1,56 und 0,84 mm entfallen.

Das Mark ist an der mehr passiven Verschiebung basaler Theile des nächst höheren Internodiums ebenfalls betheiligt. Wir können uns vorstellen, dass der letzterem zugehörige Complex embryonalen Gewebes, sei es vor, sei es mit oder nach dem Eintritt in die charakteristischen Wachsthumsvorgänge, in die Blattachsel rückt und schräg oder mehr senkrecht dem verbreiterten tieferen Internodium aufsitzt. Für die Neubildung wird somit zwischen Mutterachse und Stützblatt Platz geschafft. Der entstehende Spross ist in seiner Entwicklung keineswegs behindert, es lässt sich im Gegentheil annehmen, dass das Dickenwachsthum des mit ihm organisch verbundenen nächst tieferen Internodiums fördernd in den Bildungsprocess — es bezieht sich dies besonders auf die Verbreiterungsphase — eingreift.

In einem dritten Wachsthumstadium (Fig. 3, Taf. XIX) finden wir die Sprossanlagen als vorgeschrittenere Bildungen. Auch das zweite Internodium ist, unter Entfaltung des nächst tieferen Blatt-paares, jetzt stark in die Länge gewachsen. Die zugehörigen Blätter umschliessen nur noch ein Internodium — das jüngste der früheren Entwicklungsphase —, es gelangen hier (Fig. 3a, Taf. XIX bei i) neue Sprosse zur Anlage.

Deren Bildung geht somit jetzt ziemlich nahe dem Scheitel des Mutterorgans vor sich, getrennt von ihm durch nur noch ein

oder körperlich genommen zwei Blattpaare im Höckerstadium. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass jetzt auch Complexe zu Neubildungsheerden werden, die nach oben mit dem embryonalen Gewebe des terminalen Vegetationspunktes zusammenhängen, ein Fall, den wir ja bei *Berberis* eingehend besprochen haben.

Ob der seitens des terminalen Vegetationspunktes nunmehr einzuleitende Zuwachs für das laufende Jahr in Betracht kommt, oder ob jetzt schon mit der Bildung einer Endknospe für die nächste Vegetationsperiode begonnen wird, liess sich an den vorliegenden Schnittserien nicht feststellen. Bei der verhältnissmässig geringen Zahl vegetativer Blätter, welche die Pflanze jährlich an einem Triebe entfaltet, ist indessen anzunehmen, dass hierfür das in den Winterknospen der Anlage nach vorhandene Material im Grossen und Ganzen genügt. Das schliesst natürlich nicht aus, dass in Einzelfällen, bei besonders üppiger Vegetation, auch ein Zuwachs der laufenden Vegetationsperiode sofort vegetativ verwerthet wird. In dieser Hinsicht dürften sich allgemein gültige Regeln schwerlich aufstellen lassen.

Nachzutragen wären hier noch die Zahlen für die oben beschriebene dritte Wachstumsphase. Das jüngste Internodium war basal 0,98, das nächst ältere 1,75 mm breit. Davon entfallen auf das Mark 0,7 und 1,26 mm. Die Höhe betrug 0,42 und 4,9 mm.

##### 5. *Philadelphus Gordonianus* Lindl.

Die durch Niederblätter geschützte Knospe zeigt im Herbste ebenfalls noch keine Achselsprosse. Erst im nächsten Frühjahr werden dieselben hergestellt. Hinsichtlich der jährlichen Zuwachse verhält sich die Pflanze ähnlich wie *Syringa* und *Viburnum*, sie sind somit bedeutender als bei *Acer*. Die Bildung der Achselsprosse geht wieder in progressiver Folge vor sich und schreitet bis zum 3jüngsten Blattpaar vor. Die Complexe embryonalen Gewebes, welche in die Neubildungsheerde eintreten (i Fig. 4, Taf. XIX), erweisen sich als vollständig isolirt.

Herkunft und Lage der Complexe interessiren uns auch hier. In recht auffälliger Weise tritt die Erscheinung zu Tage, dass solche schon früh von der primären Achse nach dem Stützblatt verschoben werden. Bereits das jüngste Internodium — es möge auch hier

unberücksichtigt bleiben, dass der decussirten Blattstellung entsprechend immer je zwei Internodien, die einzeln nicht messbar sind, in Frage kommen — ist an seiner Basis, der Entstehungsstelle seitlicher Sprosse, auffallend stark in die Breite gezogen.

Besondere Fälle ausgenommen wird jedes Internodium der Knospe die Breite der anschliessend tieferen erhalten können. Geschähe dies genau zu derselben Zeit, in der das herangewachsene nächst höhere oder das inzwischen angelegte die ehemals eigene Grösse erreicht hat, würde in diesem Sinne das Wachsthum ein vollständig gleichmässiges sein, so könnte der zu jener Zeit gegebene Abstand seitlicher Glieder, insoweit er sich auf das Dickenwachsthum bezieht — nur um dieses handelt es sich augenblicklich —, gewahrt bleiben. Wachsen indessen ältere Internodien wesentlich rascher als jüngere — und ähnlich verhält es sich für bestimmte Querzonen der Sprossspitze, wenn deren Scheitel seine Wachsthumsthätigkeit zeitweilig einstellen sollte —, so wird der Abstand der Blätter nach der Basis der Knospe hin ein weit grösserer werden. Es erfolgt eine entsprechende Verschiebung der seitlichen Glieder in horizontaler Richtung, es werden anstossende basale Theile der nächst höheren Internodien passiv verbreitert und in den damit eine räumliche Vergrösserung erfahrenden Blattwinkel hineingezogen. Wir begegnen Erscheinungen, wie sie oben auf Grund der directen Beobachtung beschrieben wurden.

Dass eine derartig eingeleitete Verbreiterung der Blattachsel durch actives Wachsthum eines darunter befindlichen, Achse und Stützblatt verbindenden Gewebepolsters erfolgreich fortgesetzt werden kann, haben wir schon gesehen. Dies ist besonders für Internodien von Belang, die zu einer gegebenen Zeit in der Breite nicht sehr differiren (Nachholen rückständiger Wachsthumsvorgänge, Austreten der Internodien aus der Knospenlage).

Sind die Werthe für die Breite, gemessen über den genannten passiv gedehnten basalen Theilen der Internodien, auch kein directer Maassstab für Verschiebungen der oben genannten Art und die hiermit im Zusammenhang stehenden Erscheinungen, so bezeichnen sie doch im Vergleich miteinander die diesbezüglichen zeitweilig gegebenen räumlichen Verhältnisse.

Das oberste Internodium der Knospe (Fig. 4, Taf. XIX) von *Philadelphus* war 0,56 mm (Mark 0,4) breit, das anschliessend

tieferer dagegen schon 1,26 mm (Mark 0,84). Ausgeschieden aus der Knospenlage ist bereits das nächst ältere Internodium, dessen Breite 1,4 mm (Mark 0,94), somit nicht wesentlich von derjenigen des ältesten der Knospe abweicht.

Schwendener<sup>1)</sup> nimmt an, „dass die organbildende Thätigkeit des Stammscheitels unterdrückt wird, sobald in Folge eines Contactes mit einem anderen Scheitel ein gewisser Druck auf die Oberfläche zu Stande kommt“. Es stehe somit zu erwarten, „dass eine zwischen Tragblatt und Mutterstrahl eingekeilte Axillarknospe in ähnlicher Weise dem Einfluss des vorhandenen Druckes unterworfen sei. Die ersten seitlichen Sprossungen werden voraussichtlich in der Regel lateral und erst die folgenden median oder mehr oder weniger schief gestellt sein; denn die räumlichen Verhältnisse der Blattwinkel sind ja meistens derart, dass der Knospenscheitel nach rechts und links frei, oder doch jedenfalls weniger gedrückt ist als in der Richtung von vorn nach hinten.“

Den Schwendener'schen Fällen lassen sich die seither betrachteten wohl recht anschliessen. In Bezug auf diese würde die Stellung der ersten Blätter kaum auf Druckverhältnisse der gedachten Art zurückzuführen sein. Einerseits haben wir gesehen, dass der Neubildungsheerd nicht im obigen Sinne als zwischen Stützblatt und Mutterorgan eingekeilt gelten kann; wird er doch anlässlich des Dickenwachstums des nächst tieferen Internodiums oder ähnlicher Wachsthumsvorgänge eines dieses mit dem Stützblatt verbindenden Gewebepolsters, die an sich schon etwa vorhandenen Druck aufheben könnten, gerade in der Richtung der Mediane verschoben. Andererseits war, wie bei *Syringa* eingehend beschrieben wurde, die Neuanlage zur Zeit der Entstehung der allerdings lateralen ersten Blätter wenig mehr wie ein kaum in die Achselhöhle hineinragendes Podium, in dem sich somit Drucke ziemlich gleichmässig vertheilen, die Bildung lateraler Blätter nicht begünstigen würden. Endlich gab die genannte Höhle, gebildet unter Wachsthum bestimmter Partien des von der Mutterachse abrückenden Stützblattes gegen diese hin (Fig. 4, Taf. XIX bei i), fürs Erste keine Veranlassung zu einem irgendwie auffälligeren Contacte.

Die Schutzbedürftigkeit des zarten Scheitels der Neubildung

---

1) Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen, 1878, p. 98.



lässt sich vielleicht mit der Entstehung ihrer Blätter in Beziehung bringen. Die junge Sprossanlage ist in der Richtung der Mediane einerseits durch das Stützblatt, andererseits durch die Mutterachse geschützt. Lateral fehlen, wenigstens fürs Erste, abschliessende Organe. Als wirksame Ergänzung eines durch Mutterachse und Stützblatt gewährten Schutzes liessen sich gerade lateral zur Anlage kommende Blätter denken. Ihre Entstehung begünstigen zudem die räumlichen Verhältnisse des jungen Sprosses, der in dem hier in Betracht kommenden Entwicklungszustand ein im Querschnitt elliptisches, lateral orientirtes Podium darstellt.

Es scheint wünschenswerth zu prüfen, wie sich in Bezug auf die Verschiebung der Achselsprosse Pflanzen mit einem quantitativ sehr bedeutenden Markkörper verhalten.

#### 6. *Sambucus nigra* L.

Die Fig. 6 und 7, Taf. XIX geben Längsschnitte durch den Sprossscheitel schon entfalteter Knospen des Frühjahrs. Der Vegetationspunkt ist, was wohl mit der Herstellung des bedeutenden Markes zusammenhängt, ein sehr flacher, das embryonale Gewebe ein quantitativ ebenfalls recht hervortretendes. An der Scheitelfläche (unter S) erhebt sich das jüngste Blattpaar. Da derartige Paare die Mutterachse umfassen, so tritt das nächst ältere mit dem jüngsten gekreuzt stehende auf unserem Medianschnitt in Gestalt kleiner, sich ziemlich scharf zuspitzender Erhöhungen hervor, die mit Sprossanlagen nicht verwechselt werden dürfen.

Diese Blattränder bestehen noch aus embryonalem Gewebe und ebenso basale Theile des Internodiums, das anlässlich des an tieferer Stelle stattfindenden oder, wie oben ausgeführt wurde, überwiegenden Dickenwachstums hier so energisch in die Breite gezogen wird, dass es basal eine fast horizontal orientirte Fläche erhält.

Das oberste Internodium war 0,86, das zweite 1,4, das dritte 2,2 mm breit. Auf das Mark entfallen bezüglich der beiden letzteren Internodien — das erste zeigt noch keine deutliche Differenzierung — die Zahlen 0,84 und 1,4 mm.

Noch mehr fällt die Grössenzunahme des Markes in den nächst älteren Entwicklungsstadien (Fig. 8, Taf. XIX) auf. Die Internodien 1—3 sind breit 1,05, 1,75 und 3 mm. Davon kommen auf das

Mark 0,77, 1,26 und 2,2 mm. Es lässt sich annehmen, dass dieses Gewebe an dem differirenden Dickenwachsthum sich folgender Internodien und damit auch an der Herstellung einer geräumigen Achselhöhle einen ziemlich bedeutenden Antheil hat.

Die zwischen Mutterachse und Stützblatt hergestellte Horizontalfläche ist in Entwicklungsstadien, welche zwischen den in Fig. 7 und 8, Taf. XIX dargestellten stehen, der Ausgangspunkt für den zum Achselspross werdenden Neubildungsheerd. Das in ihn eintretende embryonale Gewebe kann, wenigstens für die letzten, nahe der Sprossspitze angelegten derartigen Bildungen, mit embryonalem Gewebe des Vegetationspunktes, speciell mit demjenigen der Blattränder eines nicht in die Schnittfläche unserer Präparate fallenden Blattpaares, noch zusammenhängen. Es greifen ferner, unter besonderer Betheiligung des Markes des nächst tieferen Internodiums, die angedeuteten Wachsthumsvorgänge in diejenigen des Neubildungsheerdes oft in der Art ein, dass hier das früher beschriebene fächerartige Wachsthum überflüssig wird und zu Gunsten eines mehr körperlichen, gleichmässigen der Kammern oder eines zeitweilig in die Fläche gehenden zurücktreten kann.

Das Podium, auf dem die ersten, wiederum lateralen Blätter der entstehenden Knospe sich erheben, ist somit keineswegs eingekellt. Die räumlichen Verhältnisse in der Richtung der Mediane sind hier sogar besonders günstige und, wie gleich jetzt erwähnt werden soll, für die Anlage mehrerer Sprosse geeignete. Es kommt die später noch näher zu beschreibende accessorische Sprossbildung vor. Nach dem Stützblatte hin wird, nachdem der Hauptspross in seiner Entwicklung allerdings schon vorgeschritten ist, ein neuer Spross angelegt.

Das bei der Verbreiterung der Blattachsel eine Rolle spielende Mark wird zwar seitens des embryonalen Gewebes des Vegetationspunktes als ein schon recht massiger Gewebekörper angelegt. Die quantitativ beträchtlichste Förderung erfolgt indessen erst an tieferer Stelle in dem schon ausgebildeten Gewebe. Dies geschieht zunächst durchaus nicht nur unter Zellvergrösserung, sondern unter ausgiebiger Theilung senkrecht, vor Allem aber auch parallel zur Längsachse.

7. *Punica Granatum L.*

Die Grössenverhältnisse des Markes sind hier wieder so ziemlich die normalen. Dessenungeachtet differirt das Dickenwachsthum sich folgender Internodien der Frühjahrsknospe — hier wie für die Folge seien immer je zwei gekreuzt stehende zusammengefasst — in einem Maasse, dass auch hier die Herstellung eines nahezu horizontalen, in die Bildung des Achselsprosses eintretenden Podiums möglich wird (Fig. 9, Taf. XIX).

Die hierfür in Betracht kommenden Complexe embryonalen Gewebes waren von ähnlichem Gewebe der Scheitelspitze vollständig getrennt. Sie erheben sich, unter späterem Eintritt in die Blattbildung, als ziemlich steile Höcker zwischen Mutterachse und Stützblätter. Mit beiden treten sie, wenigstens während der ersten ihrer Blattbildung vorangehenden Entwicklungsstadien, nicht in auffälligeren Contact (i Fig. 10, Taf. XIX). Die räumlichen Verhältnisse gestatten zunächst eine ungehinderte Entwicklung.

Bemerkenswerth ist die fürs Erste auffallend scharf verticale Orientirung der Höcker. Später erfolgt, unter Beeinflussung durch das seitlich benachbarte Internodium oder auch durch Längenwachsthum der diesem zugekehrten Hälfte der Neubildung, die endgültig schräge Stellung (Sp Fig. 10, Taf. XIX).

Die sich entfaltende Knospe des Frühjahrs hält gewöhnlich nur wenig Blattpaare in der Knospenlage zurück.

8. *Rhus Cotinus L.*

Die Pflanze hat spiralige Blattstellung. Damit ist die genaue Erforschung der Anfänge der Sprossbildung erschwert. Es bedarf hierzu aus schon angeführten Gründen der eingehenden Prüfung und Combinirung der verschiedenen Glieder einer und derselben Schnittserie.

Fig. 11, Taf. XIX lehrt, dass an der grösstentheils entfalteten Knospe des Frühjahrs (Anfang Mai) die Anlage der Achselsprosse (i) schon bis nahe zur Sprossspitze vorgeschritten ist. Von dieser trennt die jüngste derartige Bildung nur ein Blatthöcker. Der in die Neubildung eintretende Complex embryonalen Gewebes kann mit ähnlichem Gewebe des genannten Blattes und in diesem Falle auch

mit solchem des Vegetationspunktes in directem Zusammenhang stehen.

In einem in Fig. 12, Taf. XIX gegebenen Entwicklungsstadium zeigt der Complex i — wir können auch hier annehmen, dass er von der primären Achse abstammt — eine horizontale Oberfläche. Eine kleine Erhebung nach dem Stützblatt zu deutet darauf hin, dass mit der Anlage eines Blattes begonnen wird. Die Entstehungsfolge habe ich, da sie, wie wir noch sehen werden, in dem vorliegenden Fall wenig Bedeutung hat, nicht festgestellt.

War die junge Knospe zuerst vertical orientirt, so ist sie es bald darauf so, dass ihr Scheitel geradezu gegen die Mutterachse gerichtet wird (A S Fig. 12, i, Fig. 13, Taf. XIX). Fig. 13 zeigt bei i, wie eine derartig auffallende Orientirung zu Stande kommt. Dass sie keine bleibende ist, lehrt Fig. 14, Taf. XIX. Die rückläufige Verschiebung führt zunächst wieder zu einer mehr verticalen Stellung, unter Umständen schliesslich aber auch zu einer schrägen derart, dass der Blattwinkel von der Längsachse der jungen Knospe etwa halbt wird.

Verzögert sich die Knospenbildung, tritt der hierfür in Betracht kommende Complex embryonalen Gewebes erst dann in die charakteristischen Wachstums- und Theilungsvorgänge ein, wenn schon eine der Orientirung der jungen Knospe gegen die primäre Achse entsprechende Verschiebung stattgefunden hat, so gewinnt es den Anschein, als entstehe die Neubildung auf dem Stützblatt.

Andererseits weisen die rechtzeitig entstehenden Knospen gerade durch die hier direct verfolgbare Verschiebung nach dem Stützblatt darauf hin, dass der genetische Zusammenhang beider nur ein scheinbarer ist. Es führen hierzu das überwiegende Dickenwachsthum des nächst tieferen Internodiums, vor Allem aber auch Wachsthumsvorgänge eines dieses mit dem Stützblatte verbindenden Gewebepolsters. Damit empfiehlt es sich, als entscheidend in dieser Frage nicht den Zeitpunkt des Hervortretens der Neubildung, sondern die Herkunft des in sie eintretenden bildungsfähigen Gewebes zu betrachten.

Genaue auf die Grössenverhältnisse der Knospe sich beziehende Zahlen sind, da im Gegensatz zu Pflanzen mit decussirter Blattstellung diejenigen mit Spiralstellung an der Sprossspitze noch keine ausgeprägte internodiale Differenzirung besitzen, kaum zu geben.

Man hat bei der verschieden hohen Insertion der Blattanlagen keine rechten Anhaltspunkte für die Messungen.

Es wurde schon erwähnt, dass die Entstehungsfolge der Blätter am Achselspross für unsere Betrachtungen kein besonderes Interesse hat. Ein solches läge vor, machten sich von Stützblatt und Mutterachse ausgehende Druckwirkungen, welche die Anlage dieser Blätter beeinflussen könnten, geltend. Die directe Beobachtung zeigt nun, dass, obgleich die Blätter der Sprossspitze einander genäherter sind, als bei decussirter Blattstellung, dies nicht der Fall ist. Die räumlichen Verhältnisse gestatten den Sprossen zum Mindesten fürs Erste eine ziemlich ungehinderte Entwicklung.

Was die Letzteren anlangt, so wäre zu bemerken, dass gelegentlich der Herstellung der sie bergenden Achselhöhle das Abrücken des Stützblattes von seiner Mutterachse noch durch Wachsthumsvorgänge auf der Innenseite dieses Blattes unterstützt wird. Unter localem Dickenwachsthum entsteht ziemlich dicht über der Neubildung ein Auswuchs (x Fig. 13, Taf. XIX), der, nachdem er sich einmal der angeschwellenen Basis des nächst höheren Blattes angelegt hat, das früher durch Wachsthumsvorgänge des tieferen Internodiums eingeleitete Abrücken des Stützblattes activ fördert.

#### 9. *Prunus Persica* Jess.

Die Verhältnisse sind hier ähnliche wie bei *Rhus Cotinus*. Der Vegetationspunkt zu Anfang Mai untersuchter junger Triebe (Fig. 23 und 24, Taf. XIX) ist ein niederer Kegel. Die zahlreichen Blätter sind zu einer Rosette zusammengestellt. In dem Maasse als innere Glieder zur Anlage kommen, können äussere unter internodiale Streckung aus der Knospenlage ausscheiden. Die räumlichen Verhältnisse der gestauchten und der sich streckenden Internodien sind aus den Zeichnungen ersichtlich.

Die jüngsten Achselsprosse (i Fig. 23 u. 24, Taf. XIX) wurden hier wieder in etwas grösserer Entfernung von der Scheitelspitze angelegt, sie gingen aus völlig isolirten Complexen embryonalen Gewebes hervor.

10. *Ficus Carica L.*

Zu Anfang Mai untersuchte Sprosse befanden sich grösstentheils noch in der Knospenlage. An Längsschnitten — von solchen ist in den Fig. 25 u. 26, Taf. XIX nur die Scheitelregion gegeben — beobachtet man auf jeder Seite 6—7 verschieden hoch inserirte Blätter, die basal einen genügenden Abstand besitzen, an höherer Stelle dagegen, in Folge des Eingreifens der Blattränder benachbarter Blätter, einen schärferen Anschluss zeigen.

Der Vegetationspunkt ist wiederum ein niederer Kegel. Die Querzone, welche die jüngsten Blätter trägt — unter ihr bildet sich soeben ein Achselspross —, besteht noch ziemlich durchgehends aus embryonalem Gewebe.

11. *Calycanthus floridus L.*

Die seither beschriebenen Fälle weisen darauf hin, dass die vegetativen Sprosse der Regel nach nicht durch directe Verzweigung des primären Vegetationspunktes entstehen. Ein von diesem nur abzuleitender Complex embryonalen Gewebes schreitet bald früher, bald später und demgemäss mehr oder weniger entfernt von der Scheitelspitze zur Anlage des secundären Vegetationspunktes. Es liess sich nun erwarten, dass in Bezug auf die Entstehung des letzteren besonders diejenigen Pflanzen näheren Aufschluss geben, welche axillär mehr als einen Spross zur Anlage bringen.

Pflanzen mit accessorischer Sprossbildung beobachtet zuerst Roeper genauer, sie sind inzwischen vielfach untersucht worden<sup>1)</sup>. Wir können Fälle unterscheiden, in denen derartige Sprosse collateral

---

1) Braun, Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, 14. Juli 1874. Dasselbe auch literarische Angaben.

Nachträgliche Anmerkung: Inzwischen erschien in den *Annales des sciences naturelles*, VII. Sér., Tom. XV, 1892, p. 95 eine Arbeit von W. Russell, welche sich mit der Entstehung, den Stellungenverhältnissen, der Ausbildung und dem Verhalten der fraglichen Bildungen in der einen oder anderen Vegetationsperiode eingehender beschäftigt. Die accessorischen Sprosse fallen danach unter die normalen, basal vor sich gehenden Verzweigungen, sie sind zu betrachten „comme des séries d'axes de générations successives, concentrés à l'aisselle des feuilles dans le but d'assurer d'une manière efficace la ramification des tiges“. Russell, *Recherches sur les bourgeons multiples*, p. 176.

gestellt sind (die meisten Monokotyledonen), und andere, in denen sie mediane (seriale) Stellung besitzen. Letztere Anordnung — sie betrifft zumeist die Dikotyledonen — interessiert uns hier am meisten. Die Sprosse pflegen successiv zu entstehen. In Bezug hierauf wäre noch zu unterscheiden, ob sie sich über oder unter dem zuerst angelegten Achselspross — dem serialen Hauptspross — entwickeln.

Untersuchen wir junge Triebe zu Anfang Mai, so finden wir, dass die Endknospe meist nur noch zwei Blattpaare besitzt (Fig. 16, Taf. XIX bei S). Wie es scheint, hat der Vegetationspunkt zur Zeit seine Wachstumsthätigkeit eingestellt. Es dürfte bis jetzt wenig mehr als das aus dem Vorjahr stammende Blattmaterial zur Entfaltung gebracht worden sein.

Hierfür spricht auch das bedeutende Längenwachstum des obersten Internodiums. An dessen Basis, sie ist 0,7 mm (Mark 0,4) breit, sehen wir bereits Achselsprosse (i). Die doppelte Breite besitzt das nach der Tiefe anschliessende Internodium. Dessen Wachstum, ebenso aber auch ein ähnliches, mehr selbstständiges der Uebergangszone zu dem Stützblatt — die Achse ist an letzterer Stelle 2,5 mm breit —, erklären zur Genüge, dass für die axillären Bildungen ein ausreichender Platz vorhanden ist.

Nach Analogie früher beschriebener Fälle entsteht zunächst ein vertical oder mehr schräg gestellter Höcker (man vergl. i bei T Fig. 16, Taf. XIX). Nachdem derselbe in seiner Entwicklung schon wesentliche Fortschritte gemacht hat, fällt uns an seiner dem Stützblatt zugekehrten Basis ein Complex embryonalen Gewebes auf, der entweder mit ähnlichem Gewebe des Achselsprosses noch direct zusammenhängt oder, falls hier schon eine Gewebedifferenzierung stattgefunden hat, ein isolirter ist. Besonders im letzteren Falle tritt der Complex deutlich hervor. Grössere Zellkerne, die sich zudem intensiver färben, zeichnen ihn dann aus.

Die eben beschriebenen Entwicklungsstadien sind nun nicht die allein vorkommenden. Es ist möglich, dass, während der Hauptspross sich noch im Höckerstadium befindet, schon der für den zweiten Spross bestimmte Complex embryonalen Gewebes sichtbar wird. Dieser liegt aber dann nicht an der Basis der ersteren, sondern zwischen ihm und dem Stützblatt. Er ist oberflächlich gelegen, quantitativ unbedeutend, aber schon leicht aus dem angrenzenden Gewebe hervorgewölbt.

Ein derartiges Stadium lässt nun die Erklärung zu, dass ein vom Vegetationspunkt der primären Achse abzuleitendes Quantum embryonalen Gewebes zum grössten Theil zur Bildung des Hauptsprosses der Serie verbraucht wurde, während ein sehr geringer in der Blattachsel zurückblieb, um in die Herstellung des accessorischen Sprosses einzutreten. Beide Bildungen wären, wie das auch für derartige Sprosse angenommen wurde, Schwestersprosse, also morphologisch gleichwerthig<sup>1)</sup>).

Andererseits hätte aber auch eine dem entgegengesetzte Annahme ihre Berechtigung. Die zuerst beschriebene Entwicklungsphase, in der sich der in die Bildung des zweiten Sprosses eintretende Complex an der Basis des serialen Hauptsprosses zeigt, lässt die Deutung zu, dass eine Verzweigung vorliegt. Der Complex wäre dann von dem Vegetationspunkt des letztgenannten Sprosses, also im Hinblick auf die primäre Achse, von einer secundären abzuleiten. Dass hier kein zugehöriges Stützblatt entsteht, wäre ein zwar interessantes, schliesslich aber nicht ausschlaggebendes Moment. Wo, wie in diesem Fall, Knospen sehr gedrängt zusammenstehen, würde zu deren Schutz ein gemeinsames grösseres Blatt, das Stützblatt der primären Achse, genügen, es könnten fernere derartige Blätter als überflüssig im Laufe der Zeit in Wegfall gekommen sein. Ob man dann noch von accessorischen Knospen sprechen kann, ist eine andere Frage.

Dass Sprossanlagen von ihrer Mutterachse gegen und scheinbar sogar auf das Stützblatt verschoben werden können, ferner, dass eine rückläufige Verschiebung nicht nur möglich ist, sondern auch thatsächlich vorkommt, haben wir bereits gesehen. An der Möglichkeit derartiger Verschiebungen scheitert nun die sichere Entscheidung der eben aufgeworfenen Fragen. Es ist ebenso gut denkbar, dass ein vom serialen Hauptspross abzuleitender Complex in die Blattachsel rückt, als dass ein hier befindlicher, von der primären Achse herrührender, etwa gelegentlich des Längenwachstums des Hauptsprosses auf dessen Basis verschoben wird. Die zu bestimmten Zeiten zu beobachtenden gegenseitigen Stellungenverhältnisse wären somit nicht entscheidend<sup>2)</sup>. Prüfen wir, ob

1) Vergl. Braun, Bot. Zeitung 1875, p. 108.

2) Derartige Ausführungen, besonders insoweit sie sich auf die Verschiebung einer im Blattwinkel zu beobachtenden serialen Anlage auf den nächst älteren Spross



andere Pflanzen in dieser Hinsicht günstigere Untersuchungsobjecte abgeben.

## 12. *Fuchsia hybrida*.

Zunächst haben wir hier zu unterscheiden, ob die jungen Sprosse sich vegetativ entwickeln, oder ob sie sich bereits zur Blütenbildung anschicken. Im ersteren Fall (Fig. 17, Taf. XIX) finden wir die letztentstandenen Achselsprosse — es handelte sich hier um schon vorgeschrittenere (A S), mit dem Scheitel gegen die Mutterachse orientirte — über dem 3jüngsten Blattpaar. Im letzteren dagegen vollzieht sich, in Uebereinstimmung mit den Warming'schen Angaben über die Verzweigung in der floralen Region, die Anlage am Scheitel selbst. Ueber den jüngsten, schon ziemlich entwickelten und als solche nicht mehr zu verkennenden Blättern bildet der noch vollständig aus embryonalem Gewebe bestehende Scheitel zwei Höcker, die jungen Blütenanlagen (Fig. 18, Taf. XIX bei i—i). In Uebereinstimmung mit dem Entstehungsmodus der Blätter, bauen sich dieselben ausschliesslich aus embryonalem Gewebe des mütterlichen Vegetationspunktes auf.

Letzterer wächst zunächst vorzugsweise in die Fläche. Dann erheben sich ziemlich terminal die Anfänge eines neuen Blattpaares (1 Fig. 19, Taf. XIX). Für dieses, sowie das zugehörige, als solches schon deutlich hervortretende Internodium steht eine Phase vorzugsweisen Längenwachstums bevor.

Ein solches braucht nun nicht sofort einzutreten. Ein zeitweiliger Wachstumsstillstand ist keineswegs ausgeschlossen, während dessen die bereits vorhandenen Blütenanlagen sich weiter entwickeln. Diese ragen dann bald über die Scheitelspitze der zurückgebliebenen primären Achse hinaus (Fig. 20, Taf. XIX bei B1).

In einem durch die genannte Zeichnung gegebenen Entwicklungsstadium sehen wir ferner, dass an der Basis der Blütenanlagen, speciell der Blütenstiele, Complexe embryonalen Gewebes vorhanden sind (i.), die in diesem Falle gegen die primäre Achse hin liegen. Die Entwicklung solcher macht zunächst keine wesentlichen

---

beziehen, möchte ich auch den Russell'schen Angaben gegenüber betonen, nach denen — man vergleiche die nachträgliche Anmerkung, p. 427 — die accessorischen Sprosse als morphologisch ungleichwerthig (*générations successives*) aufzufassen sind.

Fortschritte (Fig. 21, Taf. XIX bei i.). Meist erst dann, wenn die genannten Blüthensprosse abgeblüht haben, sind die Complexe in ausgesprochene Sprossanlagen übergegangen (A S Fig. 22, Taf. XIX). Diese — es handelte sich im vorliegenden Fall um vegetative — stehen jetzt zwischen den floralen Sprossen und der primären Achse.

Der Vegetationspunkt der letzteren hat inzwischen seine Wachsthumsthätigkeit wieder aufgenommen. In dem in Fig. 21 gegebenen Entwicklungszustand wird auf schon beschriebene Weise mit der Anlage neuer Blüthen fortgefahren (bei S), wir nähern uns der Phase, von deren Betrachtung wir ausgegangen sind (Fig. 19, Taf. XIX). Die den neu entstehenden Blüthensprossen zugehörigen accessorischen Bildungen können jetzt auch floral ausgebildet werden.

In Bezug auf die Frage, ob diese als Verzweigung des serialen Hauptsprosses aufzufassen sind oder als Schwesterbildungen, war, aus ähnlichen Gründen wie bei *Calycanthus*, eine sichere Entscheidung nicht möglich. Grössere Aussicht auf Erfolg dürfte die Untersuchung von Pflanzen bieten, bei denen die accessorischen Sprosse in grösserer Zahl auftreten.

Interessant war übrigens, dass quantitativ so wenig hervortretende Complexe embryonalen Gewebes sich lange in räumlich beträchtlicher Entfernung von ähnlichem Gewebe erhalten. Beispielsweise liegt der in Fig. 21, Taf. XIX bei i, angedeutete Complex von der Scheitelspitze der primären Achse (S) und noch mehr von derjenigen des zugehörigen Blüthensprosses (J) ziemlich weit ab, womit sein Charakter als intercalärer Bildungsheerd mehr hervortritt.

### 13. *Robinia glutinosa* Curt.

Austreibende vegetative Sprosse des ersten Frühjahrs legen wenigstens die letzten Achselsprosse ziemlich nahe der Scheitelspitze an (Fig. 1, Taf. XX bei Sp). Der histologische Entwicklungsgang bietet zunächst wenig Auffallendes. Die Stellungsverhältnisse sind dagegen insofern erwähnenswerth, als hier eine Verschiebung in die Blattachsel nicht stattfindet. Die genetische Zusammengehörigkeit der Sprosse und der primären Achse tritt somit immer mit Schärfe hervor. Zudem fällt es hier auf, dass ein derartiger Spross — der Hauptspross der Serie, wie gleich hier erwähnt werden soll — zu einer Zeit, in der er noch ganz oder zum allergrössten Theil aus

embryonalem Gewebe besteht, basal nicht direct unter Bildung eines spitzen Winkels, an das Stützblatt anschliesst. Zwischen diesem und dem Hauptspross verbleibt noch augenscheinlich zur primären Achse gehöriges, quantitativ zunächst noch nicht bedeutendes embryonales Gewebe für die accessorische Sprossbildung.

Deutlicher tritt die letztere erst viel später, nachdem der Hauptspross schon eine beträchtliche Förderung erfahren hat, hervor. Es ist bemerkenswerth, dass von Anfang an das Stützblatt, gelegentlich der Herstellung des Schutzapparates, diesen Spross nicht berücksichtigt. Schon früh rückt das genannte Blatt, unter Dickenwachsthum des nächst tieferen Internodiums, von der primären Achse ab. In dem Maasse als dies geschieht wächst ein auf der Innenseite des Stützblattes entstandener Auswuchs gegen die Basis des Hauptsprosses. Es entsteht eine zum Schutze der künftigen accessorischen Bildungen bestimmte Höhle.

Eine verticale Vergrösserung der Höhle wird erzielt durch das Längenwachsthum des Stützblattes sowohl wie derjenigen Querzone der Mutterachse, welche über der Insertionsstelle des Blattes liegt. Hier, direct unter dem Hauptspross, tritt jetzt eine oberflächlich gelegene Schicht embryonalen Gewebes in Wachsthumsthätigkeit. Ein mässig hervorgewölbter Höcker entsteht, der sich dem Längenwachsthum der primären Achse, der er angehört, folgend ebenfalls vertical vergrössert. Unter Einschnürung, oder richtiger nach Auftreten zweier Bildungscentren, zerfällt der in die Länge gezogene Höcker in zwei neue. Der obere, nach dem Hauptspross gelegene, von der helmförmigen Kappe des Stützblattes gedeckte, wird zum ersten accessorischen Spross. Der untere, unterstützt durch intercalares Längenwachsthum des mütterlichen Internodiums, erfährt wiederum eine räumliche Vergrösserung, besonders in der Längsrichtung, um dann ebenfalls in zwei neue Höcker zu zerfallen. Während der obere zum zweiten accessorischen Spross wird, setzt der untere das Spiel fort.

Die accessorischen Sprosse entstehen also in progressiver Folge gegen das Stützblatt hin. Der Platz für sie wird durch die Mutterachse geschaffen.

Entwicklungsstadien, wie die eben angedeuteten, findet man gewöhnlich in der ersten Hälfte des Juni vor, zu einer Zeit, in welcher der seriale Hauptspross schon mit der Anlage eigener Achsel-

sprosse beginnt. Fig. 2, Taf. XX giebt einen Längsschnitt einerseits durch den Hauptspross (1), andererseits durch die accessorischen Sprosse, deren obere (2 u. 3) bereits in die Blattbildung eintreten. Die unteren, ebenfalls ziemlich senkrecht zur Mutterachse orientirten (3 u. 4), bestehen noch ganz oder zum grösseren Theil aus embryonalem Gewebe. Die Buchstaben A—B bezeichnen die letztgenannte Achse. Bei H finden wir die Achselhöhle.

Die Entwicklungsgeschichte der accessorischen Sprosse lässt sich durch den Vergleich der Einzelschnitte einer Schnittserie unter sich, sowie mit solchen anderer Serien feststellen. Hierauf näher einzugehen ist wünschenswerth, weil der Aufbau dieser interessanten Bildungen in histologischer Hinsicht noch keineswegs genau bekannt ist.

Hansen<sup>1)</sup> hat nachgewiesen, dass die tief in der Rinde gelegenen, scheinbar endogenen und adventiven Sprosse älterer Zweige von *Gleditschia sinensis* auf Achselsprosse zurückzuführen sind, welche normaler Weise an jugendlichen Trieben zur Anlage kommen. Genauer erforscht wurde die Entstehung des Hauptsprosses, während diejenige der nachfolgenden Glieder nicht weiter verfolgt, sondern nur an der Hand von Umrisskizzen beschrieben ist. Diese Lücke soll jetzt ausgefüllt werden.

Gehen wir bei unseren Betrachtungen von dem jüngsten, aus embryonalem Gewebe bestehenden Höcker der Sprossserie aus (bei 5 Fig. 2, Taf. XX). Derselbe ist in Fig. 4, Taf. XX im Längsschnitt gegeben. Dieser ist kein völlig medianer, besitzen doch die Sprosse insgesamt keine scharfe Medianstellung. Da indessen, besonders in so frühen Stadien, die diesbezüglichen Abweichungen — sie treffen meist den zweiten und fünften Spross — keine bedeutenden sind und da andererseits, wie der Vergleich mit Medianschnitten durch den betreffenden, ziemlich flach angelegten Höcker lehrt, diesen zunächst folgende Schnitte der Serie ihrem Bau nach nicht wesentlich abweichen, so fällt eine derartige Ungenauigkeit hier noch wenig ins Gewicht.

Der Neubildungsheerd, entstanden durch Theilung eines, wie oben beschrieben wurde, herangewachsenen Höckers unter besonderer

---

1) A. Hansen, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen. Abhandl. der senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft, Bd. XII, 1881, p. 169 ff.

Förderung zunächst der oberen Hälfte, liegt ziemlich oberflächlich und ist im Vergleich mit den Complexen embryonalen Gewebes, welche die gewöhnlichen Achselsprosse herstellen, ein quantitativ bedeutenderer. Scharfes Flächenwachsthum zeigen nur die Kammern der Decklage. Die unter dieser befindlichen Kammercomplexe — sie lassen sich mit Mühe auf zwei mehrfach gespaltene Lagen beziehen — sind körperlich gewachsen unter diesbezüglicher Bevorzugung der die Längsachse der Neubildung in sich aufnehmenden Formen. Das tiefer liegende Gewebe besteht aus schon differenzirtem Parenchym, welches unter recht unregelmässiger Theilung wieder in embryonales zurückgeführt wird.

Ein vorgeschritteneres Entwicklungsstadium des Höckers (5 Fig. 3, Taf. XX) ist in Fig. 5 derselben Tafel bei 5 gezeichnet. Der Längsachse der Neubildung benachbarte oder sie in sich aufnehmende Kammercomplexe wuchsen in der Richtung dieser Achse. Der Höcker wurde steiler. Die einen derartig vorgehenden Kern umgebenden Complexe zeigen grösstentheils körperliches Wachsthum, sie zerfielen unter entsprechender Theilung in sehr kleine Formen. Besonders die nahe der Basis der Neubildung befindlichen Complexe eines derartigen Mantels und von ihnen speciell wieder innere Schichten werden bei einem derartigen Wachsthum bevorzugt. Die äusseren zeigen hier und da schon Neigung entsprechend der Decklage in die Fläche zu wachsen.

Dass diese Neigung noch keine grosse ist, zeigt das nächste Entwicklungsstadium (bei 4 Fig. 4, Taf. XX). Wir wählen hier den vierten Spross einer Serie, die in ihrer Entwicklung noch etwas zurück ist (Fig. 2, Taf. XX). Der betreffende Höcker beginnt mit der Anlage lateraler, an unserem Medianschnitt somit nicht sichtbarer Blätter. Die Neubildung ist bereits erstarkt und sowohl in die Breite wie in die Länge gewachsen.

Letzteres Wachsthum tritt am deutlichsten an dem Kerne hervor, der sich seitlich durch Elemente, welche früher dem Mantel angehören, verstärkt hat. Wir haben es hier (bei M) schon mit dem in der Differenzirung begriffenen Marke zu thun.

Das Dickenwachsthum geht grösstentheils von dem noch aus typisch embryonalen Gewebe bestehenden Mantel aus, der mit Ausnahme der Decklage — der jugendlichen Epidermis — vorzugsweise körperlich wuchs und sich noch immer aus sehr kleinen Elementen

zusammensetzt. Bemerkenswerth ist, dass die Neubildung jetzt mehr in die Tiefe greift (M<sub>1</sub>). Unter Theilung schon differenzirten Gewebes wird einerseits das jugendliche Mark, andererseits der es umgebende Mantel nach unten hin verstärkt.

Uebersichtlicher wird das histologische Bild in der nächsten Entwicklungsphase (Fig. 6, Taf. XX). Diese Zeichnung giebt den Spross 4 in einem späteren Stadium seiner Ausbildung (Fig. 3, Taf. XX). Es zeigt sich, dass zu den lateralen Blättern jetzt mediane gekommen sind. Von solchen finden wir das hintere, schon vorgeschrittenere bei Bl<sub>1</sub>, das vordere, eben in der Anlage begriffene bei Bl. Hand in Hand mit der Entstehung dieser Blätter geht ein entsprechendes Dickenwachsthum des jungen Sprosses. Auch hier fiel dieses vorzugsweise dem Gewebemantel zu. Besonders dessen untere, nach der Mutterachse gelegene Hälfte ist unter ausgiebigem, nach oben abnehmendem körperlichem Wachsthum vorgegangen, während die obere (bei S) mehr passiv folgte. Hier fand Flächenwachsthum in ausgesprochener Form statt. Am schärfsten tritt dies an der jugendlichen Epidermis und der ihr folgenden Lage hervor. Die nächste Lage steht im Uebergang zum körperlichen Wachsthum. Unter dementsprechender Theilung ist die Schichtenanordnung gerade noch erkennbar.

Die nächst tieferen Kammercomplexe des Scheitels werden schon durch das Wachsthum des jungen Markes beeinflusst. Sie gehören noch zu dem embryonalen Gewebe. Dessenungeachtet orientiren sie sich schon der Reihenanordnung des Markes entsprechend. Eine Verstärkung des letzteren nach oben ist eingeleitet.

An entgegengesetzter Stelle macht eine solche sowohl in Bezug auf das Mark als auf den äusseren Mantel ebenfalls Fortschritte. Bereits differenzirte und in embryonales Gewebe zurückgeführte Formen schliessen sich an. Besonders lebhafte Längstheilung zeigt sich hierbei an denjenigen Stellen, an denen die Gefässbündelverbindung der Mutterachse mit in der Neubildung entstandenem diesbezüglichem Gewebe hergestellt werden soll. Hinsichtlich des letzteren handelt es sich zunächst um Procambium (F—F Fig. 6, Taf. XX).

Der Medianschnitt des Sprosses 2 der Skizze 3, Taf. XX, kann hier angereicht werden. In ausführlicher Zeichnung ist er in Fig. 7 derselben Tafel gegeben. Wir sehen, dass der früher in Folge des Dickenwachsthums abgeflachte Scheitel der Neubildung (S) sich

inzwischen erhoben hat, dass er in die Kegelform überging. Vorzugsweise durch Längenwachsthum der Complexe, welche, wie wir sahen, zur oberen Ergänzung des Markcylinders bestimmt sind, kam die Kegelform zu Stande. In untergeordnetem Maasse haben sich allerdings auch höher liegende Complexe des Scheitels unter körperlichem Wachsthum hierbei betheiligt. Die früher hier vorhandene Schichtenanordnung ist damit — von der jugendlichen Epidermis abgesehen, die ausschliesslich in die Fläche wuchs — wieder gestört, wir finden sie andeutungsweise nur an den Blättern benachbarten Einzelcomplexen, welche dem Ausdehnungsbestreben des Kernes der Neubildung mehr passiv gefolgt sind.

Von den Blättern scheint das hintere zuerst angelegt worden zu sein (Bl.). Es besitzt schon einen Procambiumstrang (F), der sich durch die Neubildung bis zum Gefässbündel der Mutterachse fortsetzt. Der hiermit correspondirende Strang ist ebenfalls schon in der Anlage begriffen, obwohl das ihm zugehörige Blatt (Bl) noch durchweg aus embryonalem Gewebe besteht.

Die untere Hälfte des jungen Sprosses wurde auch in die Dicke gefördert. Dies ist ganz besonders an der Uebergangsstelle in die Mutterachse der Fall und eine Folge des Längenwachsthums der letzteren. Die mehr passive Verbreiterung der Neubildung kann hier eine so bedeutende werden, dass die ersten Blätter des Sprosses an dessen Mutterachse inserirt zu sein scheinen.

Das Herauswachsen der Sprossanlage aus dieser Achse steht jetzt bevor. Das quantitativ sehr bedeutende Mark, das hierbei eine Hauptrolle spielt, bereitet ein derartiges Wachsthum vor. Ganz besonders betrifft dies die basale Hälfte, dieselbe, welche aus schon differenzirtem Gewebe der Mutterachse hervorging. Die anfangs sehr unregelmässig gestellten Theilungsproducte haben sich inzwischen unter Vergrösserung und Abrundung der Reihenanordnung des Markes angepasst und lebhaft quer getheilt (über M, Fig. 7, Taf. XX). Es bedarf nur der Abrundung und Vergrösserung des neu entstandenen Zellmaterials, um den Tochtterspross aus dem Mutterorgan herauszuschieben.

Die Einzelglieder der Sprossserie sind, wie wir gesehen haben, zum Mindesten fürs Erste in ihrer Entwicklung keineswegs behindert. Insoweit das Dickenwachsthum hier in Betracht kommt, gestattet die sich in der Längsrichtung vergrössernde Mutterachse, der die

Sprosse nahezu rechtwinkelig aufsitzen, eine derartige Entwicklung. Bezüglich des Längenwachstums sei erwähnt, dass in Folge des Abrückens des Stützblattes von seiner Mutterachse die räumlichen Verhältnisse der Achselhöhle der Grösse der accessorischen Sprosse bis zu gewissem Grade angepasst werden. Die Höhle vergrössert sich vertical in dem Maasse, als neue derartige Sprosse entstehen, sie wird verbreitert, wenn diese in die Länge wachsen. Das Wachstum der zu einander in enger Beziehung stehenden Sprosse einerseits und dasjenige der Mutterachse und des Stützblattes andererseits macht den Eindruck eines entwicklungsgeschichtlich zusammengehörigen Ganzen. Später allerdings, wenn die Sprosse erstarkt und schon deshalb einer etwaigen mechanischen Behinderung durch das Stützblatt gewachsen sind, kann auch eine passive Verschiebung des letzteren stattfinden. Alsdann füllen die Sprosse die Höhle vollständig aus.

Die Entwicklung der accessorischen Sprosse stimmt in Vielem mit derjenigen der gewöhnlichen Achselsprosse überein. In beiden Fällen ziehen oberflächlich gelegene Complexe embryonalen Gewebes schon tiefer liegendes differenzirtes in den Bildungsheerd hinein. Der in den gewöhnlichen Achselspross eintretende Complex ist allerdings ein quantitativ meist geringerer, er schreitet auch direct zur Anlage der Sprosse, während er bei den accessorischen Bildungen zunächst in Partialcomplexe zerfällt, die dann ihrerseits in die Sprossbildung einzutreten haben. Eine Phase der Vermehrung des bildungsfähigen Gewebes ist eingeschoben.

Dass die accessorischen Sprosse Schwesterbildungen sind, unterliegt keinem Zweifel. Anders könnte es sich allerdings hinsichtlich ihres und des serialen Hauptsprosses verhalten. Ist es auch nicht wahrscheinlich, so wäre es doch nicht unmöglich, dass jene Sprosse durch einen allerdings primitiven Verzweigungsvorgang, einem solchen unter Wegfall besonderer Stützblätter, aus dem Hauptspross entstehen. Durch directe Beobachtung liess sich hierüber nichts Sicheres feststellen. Zwischen der Anlage des Hauptsprosses und derjenigen der accessorischen Bildungen verstreicht, wie wir sahen, geraume Zeit, es sind die verbindenden Entwicklungsstadien nicht leicht aufzufinden.

Zur Entscheidung dieser Frage wäre somit ein günstigeres Untersuchungsobject zu wählen. Ein solches ist *Aristolochia Sipho*,



eine Pflanze, bei der sich die Gesamtsprosse einer Blattachsel rasch nacheinander entwickeln.

## II. Schlingende und kletternde Pflanzen.

### 1. *Aristolochia Sipho* L'Hérit.

Untersucht man die Endknospe von Frühjahrstrieben, so findet man (Fig. 3, Taf. XXI) deutlich ausgebildete, stark in die Länge gewachsene Internodien. Von diesen trägt das jüngste zwei ungleich geförderte Blätter. Das dritte Blatt schickt sich bereits zur Herstellung eines gegen die Mutterachse gerichteten Höckers an (über 1), der Anfang eines Schutzapparates für die demnächst hier befindlichen Achselsprosse.

Von letzteren ist in der Achsel des genannten Blattes noch sehr wenig zu bemerken. Bei eingehender Prüfung lässt sich indessen ein sehr kleiner Complex embryonalen Gewebes feststellen, der mit ähnlichem Gewebe des betreffenden Internodiums meist noch zusammenhängt, sich von ihm aber bereits durch intensivere Färbung der Kerne und oft auch deren bedeutendere Grösse auszeichnet.

Ueber dem Complex war die primäre Achse, von welcher dieser augenscheinlich abstammt, 0,27 mm breit (Breite des Scheitels 0,11 mm). Das nächst tiefere Internodium misst schon 0,4 mm. Die in diesen Zahlen sich ausdrückenden Grössenunterschiede deuten schon auf Wachstumsdifferenzen hin, wodurch einerseits der erwähnte Complex nach der Blattachsel gezogen wird, andererseits aber auch sein Stützblatt von der Mutterachse abrückt. Letzterer Vorgang ist bis zu gewissem Grade dadurch verdeckt, dass ungefähr in dem Maasse, als das Abrücken erfolgt, der schon erwähnte höckerförmige Auswuchs der Innenseite des Stützblattes (x Fig. 4, Taf. XXI) gegen die Mutterachse hin wächst, die er in dem vorliegenden Fall schon beinahe erreicht hat. Bei dieser Gelegenheit legt sich der Höcker häufig, aber keineswegs immer, dem jetzt schon schärfer hervortretenden Complex embryonalen Gewebes (1 Fig. 4, Taf. XXI) an.

Dieser wächst nun in medianer Richtung in die Breite (von 0,04 auf 0,14 mm). Ein derartiges Wachstum wird begünstigt durch überwiegendes Dickenwachstum des nächst unteren Inter-

nodiums, welchem der in Frage kommende Complex (2 Fig. 3, Taf. XXI) bald nahezu horizontal aufsitzt. Bei dieser Lage ist übrigens die Zickzackstellung der jungen Internodien zu berücksichtigen.

Der verbreiterte Complex zeigt in Folge des stattgehabten Flächenwachstums die Schichtenanordnung der oberflächlichen Kammercomplexe mit einer für derartige Jugendstadien ziemlich seltenen Deutlichkeit. Tiefer Kammern folgen einem körperlichen Wachstum, dem es auch zuzuschreiben ist, dass sich die Neubildung schon etwas aus der Mutterachse heraushebt. Schon differenziertes Gewebe der letzteren wurde bis jetzt nur in geringer Menge in den Neubildungsheerd hineingezogen.

Der seitens des Stützblattes herzustellende Schutzapparat hat inzwischen ebenfalls Fortschritte gemacht. Der in ihn eintretende Blatthöcker (x bei 2 Fig. 3, Taf. XXI) steht jetzt nicht mehr in Contact mit der axillären Neubildung.

Noch deutlicher geht dies aus einem sich anschliessenden Entwicklungsstadium (x Fig. 5, Taf. XXI) hervor. Hier ist der Neubildungsheerd zudem in zwei Partialcomplexe (über 2) zerfallen, deren oberster, wie gleich jetzt erwähnt werden soll, zum Hauptpross der Serie wird.

Fürs Erste werden die Partialcomplexe in der Richtung der Medianebene in die Breite gefördert (auf insgesamt 0,3 mm). Von Blattanlagen ist jetzt noch nichts zu bemerken (Fig. 3, Taf. XXI bei 3). Die Complexe liegen in der von dem Stützblatt und der Mutterachse gebildeten Achselhöhle, deren Raumverhältnisse in allen von mir untersuchten Fällen die unbehinderte Entwicklung der Neubildungen gestatten.

Die Höhle vergrössert und besonders verbreitert sich für die Folge noch bedeutend. Das betreffende Stützblatt (über 3 Fig. 3, Taf. XXI) rückt weiter von dem betreffenden Internodium der Mutterachse ab, sei es nun mehr passiv, in Folge des Verhaltens des nächst tieferen Internodiums, sei es durch entsprechende Wachsthumsvorgänge eines dieses mit dem Blatte verbindenden Gewebepolsters oder gar des Blattes selbst.

Die nächste Entwicklungsphase (Fig. 6, Taf. XXI) zeigt Flächenwachsthum, besonders des oberen Partialcomplexes. Beide Complexe gehen zudem aus der mehr horizontalen Stellung nach und nach in

eine verticale über. Veranlasst ist dies vorzugsweise durch das Längenwachsthum des seitlich benachbarten Internodiums, durch welches die bisher mehr in der Blattachsel befindlichen Neubildungen wieder schärfer auf ihre Mutterachse rücken. Der Vergleich der über 3 Fig. 3 befindlichen Complexe mit denjenigen über 4 bestätigt das Gesagte.

Ein die beiden letztgenannten Entwicklungsstadien verbindendes Uebergangsstadium zeigt Fig. 6a, Taf. XXI. Der nach dem Stützblatt gerichtete Partialcomplex ist im Begriff in zwei neue (b u. c) zu zerfallen. Der höher gelegene (a) hat schon ein der Mutterachse zugekehrtes Blatt angelegt. An dem Gesamttheilungsheerd greifen jetzt auch die Theilungen in tiefere Gewebsschichten.

Der Mutterachse sitzen die älteren serialen Anlagen nunmehr schon ziemlich senkrecht auf (bei 4 Fig. 3, Taf. XXI). Von ihnen hat die zweite jetzt ebenfalls mit der Blattanlage begonnen. Ferner sehen wir, dass aus dem dritten Partialcomplex (c Fig. 6a, Taf. XXI) zwei neue entstanden sind. Der Raum für die Herstellung neuer und die Entwicklung älterer derartiger Sprossanlagen wird unter Längenwachsthum der Mutterachse geschaffen. In welchem Maasse dies geschieht, geht aus folgenden Zahlen hervor.

Die serialen Anlagen eines bei 3 Fig. 3, Taf. XXI gegebenen Entwicklungsstadiums waren 0,30 mm breit. Diejenigen des späteren, uns eben beschäftigenden Stadiums besaßen eine Breite von 0,6 mm. Bei diesen Messungen ist die inzwischen eingetretene Aenderung der Lage zu berücksichtigen.

Mit einer Folge des ausgesprochenen Längenwachsthums der Mutterachse ist es ferner, dass der obere, älteste Serialspross nach und nach aus der Achselhöhle heraussrückt. Er bedarf ihres Schutzes nicht mehr, deckt doch ein den Spross etwa zu  $\frac{2}{3}$  umgebendes hinteres Blatt und ein gegenständiges zweites seinen zarten Scheitel (Fig. 7, Taf. XXI). Ähnliches trifft in späteren Entwicklungsstadien für den zweiten Spross zu. Beide bilden sich meist noch in der laufenden Vegetationsperiode floral aus. In der Höhle dagegen verbleiben die jüngeren Glieder der Serie, von denen inzwischen auf die bereits beschriebene Weise eine Anzahl neuer entstanden sind (vergl. Fig. 7 u. 8, Taf. XXI). Besonders an letztgenannter Figur zeigt es sich, dass mit dem fortgesetzten Längenwachsthum des zugehörigen Internodiums die räumliche Entwicklung

der Serialsprosse eine besonders, auch in Bezug auf das Dickenwachsthum, recht ungehinderte ist.

Wie bereits Feist<sup>1)</sup> zutreffend schildert, biegt sich das Stützblatt von den serialen Anlagen mehr und mehr ab. Es findet ferner schon früh eine, besonders hinsichtlich der jüngeren, in der nächsten Vegetationsperiode vegetativ austreibenden Knospen, wichtige massenhafte Haarbildung statt. Die Haare verkitten in Folge von Harzausscheidung. Die so entstehende Hülle birgt die Knospen, sie tritt bis zu gewissem Grade an Stelle des inzwischen gelockerten Blattabschlusses.

Dass dagegen der Hauptspross vollkommen unbedeckt angelegt wird, kann ich nicht bestätigen. Wie aus obiger Darstellung hervorgeht — hiermit stimmen auch die von Warming gegebenen Zeichnungen<sup>2)</sup> überein —, ist gerade in frühen Stadien eine Deckung seitens des Stützblattes vorhanden. Diese wird durch den an der Blattinnenseite herzustellenden Auswuchs veranlasst. Eine ähnliche Deutung lassen auch die Schwendener'schen<sup>3)</sup> Angaben zu, dahin gehend, dass in dem Stadium, in dem die Knospe hervorsprosst, thatsächlich zwischen ihr und dem genannten Blatte ein inniger Contact vorhanden ist. Dass ein solcher die Entstehungsfolge der Blätter — es handelt sich dementsprechend um die Anlage eines der Contactstelle entgegengesetzten hinteren Blattes — beeinflusst, scheint mir indessen nicht endgültig bewiesen zu sein.

Gegen eine derartige Annahme könnte zunächst geltend gemacht werden, dass in Einzelfällen der Contact überhaupt fehlt. Aber auch da, wo er vorhanden ist, darf nicht übersehen werden, dass das zu einer Zeit der Fall war, in welcher der in dem Neubildungsheerd eintretende Complex embryonalen Gewebes noch nicht zur Anlage der Blätter schreitet. Bevor dies geschieht, werden erst die Partial-complexe für einen Theil der ferneren Sprosse hergestellt. Während deren Anlage zeigte sich in allen von mir untersuchten Fällen das

---

1) Feist, Ueber die Schutzeinrichtungen der Laubknospen. Nova acta der K. Leopold. Carol. Akademie der Naturforscher, 1887, Bd. LI, p. 320.

2) Recherches sur la ramification des Phanérogames etc. Fig. 14, Taf. XI.

3) Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellung, p. 103 f.

Vergl. auch A. Weisse, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellung an Axillarknospen. Flora 1889, p. 135.

successive Abrücken des Stützblattes von der Mutterachse, wodurch die jungen Bildungen freier zu liegen kommen. Zur Zeit des Entstehens des fraglichen hinteren Blattes war dies in einem Maasse der Fall, dass auch ein vorderes hätte angelegt werden können.

Bis zu gewissem Grade ähnlich verhielt es sich mit den ferneren Sprossen der Serie. Der für deren diesbezügliche Ausbildung zur Verfügung stehende Raum konnte als völlig ausreichend erachtet werden.

Bei dem organischen Ineinandergreifen der sich auf die Sprosse, ihre Mutterachse und das Stützblatt beziehenden Entwicklungsvorgänge macht es mir den Eindruck, als sei die Entstehungsfolge der Blätter mit der Schutzbedürftigkeit der Neubildungen in Beziehung zu bringen. Nach oben ist die Achselhöhle zu der in Frage kommenden Zeit offen. Sie kann auch da nicht nach Analogie früher beobachteter Fälle definitiv geschlossen werden, weil ja die älteren Sprosse, die sich im Gegensatz zu Robinia mehr gleichzeitig mit den jüngeren heranbilden, noch in der laufenden Vegetationsperiode zur Entwicklung gebracht werden sollen und demgemäss aus der Höhle herausrücken müssen. Zuvor ist es angezeigt, hier einen mehr provisorischen Verschluss herzustellen, was am einfachsten durch die Anlage eines grossen hinteren Blattes geschieht. Aehnliche Blätter fernerer Sprosse übernehmen mit dem Austritt der ersten Knospe aus der Höhle einen derartigen Verschluss, bis ein solcher mit der Entstehung der aus verklebten Haaren sich bildenden, bereits erwähnten Hülle überflüssig wird.

Die im Vergleich mit Robinia mehr gleichzeitige Anlage der Serialsprosse erleichtert die Entscheidung der Frage nach ihren morphologischen Beziehungen ungemein. Es kann hier nicht zweifelhaft sein, dass nicht nur die accessorischen Sprosse unter sich, sondern dass sie auch einschliesslich des serialen Hauptsprosses Schwesterbildungen sind. Eine derartige Auffassung vertritt auch Goebel<sup>1)</sup>, besonders den Vertretern einer einseitigen Axillartheorie gegenüber, nach der ein Uebereinanderstehen mehrerer Knospen in einer Achsel im Sinne der Verzweigung eines ursprünglich einzigen Achselsprosses gedeutet werden muss. Ein intercalarer Vegetations-

---

1) Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg, Bd. II, p. 391.

punkt — Gewebe im Zustand des Stammvegetationspunktes — sei vorhanden.

Für *Robinia* dürfte es gestattet sein auf Grund eines Analogieschlusses die gleichen morphologischen Verhältnisse anzunehmen. Ob dies auch hinsichtlich der früher beschriebenen Pflanzen, derjenigen, welche nur wenig accessorische Sprosse bilden, geschehen darf, ist immerhin zweifelhaft. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit spricht dafür. Andererseits darf aber auch nicht ausser Acht gelassen werden, dass hier Uebergänge zur axillären Verzweigung<sup>1)</sup> vorkommen könnten.

Während bei den im ersten Capitel beschriebenen Pflanzen der Vegetationspunkt der Sprosse in dem laufenden Jahr eine verhältnissmässig geringe Wachsthumsthätigkeit aufweist, handelt es sich doch vor Allem um die Entfaltung und Ausbildung von Internodien und Blätter aus dem Vorjahre und die Anlage der nächstjährigen Knospen, beobachten wir bei den schlingenden und kletternden Gewächsen gerade das umgekehrte Verhalten. Der terminale Vegetationspunkt vermittelt sehr bedeutende diesbezügliche Zuwachse. Prüfen wir, ob und inwiefern hierdurch die Anlage seitlicher Glieder beeinflusst wird.

## 2. *Tamus communis* L.

Untersucht wurden die Knospen eben über die Erde gesandter Triebe des ersten Frühjahrs. Derartige Knospen sind mit zahlreicheren Laubblättern ausgestattet, als jene der Bäume und Sträucher. Die Ausrüstung für ein ausgiebiges Längenwachsthum lässt sich nicht verkennen. Zudem ist der Vegetationspunkt — er erhebt sich in Form eines ziemlich hohen Kegels — noch in voller Wachsthumsthätigkeit. Eine basale Querzone streckt sich in die Länge, es wird Platz für die alsbald hier auftretenden neuen Blätter geschafft (Fig. 1, Taf. XXI bei S). Trotz der wenig ausgeprägten internodialen Differenzirung könnte man nicht gerade sagen, dass sich diese oberen Blattanlagen drängen. Noch weniger war dies seitens der unteren der Fall, die unter internodialer Streckung aus der Knospenlage nach und nach austreten.

---

1) Hierzu zählt, wie bereits an anderer Stelle bemerkt wurde, Russell die accessorischen Sprosse. Vergl. die Anmerkungen p. 427 u. 429.

Die Blattbildung eilt der Anlage von Achselsprossen bedeutend voraus. Hiermit scheint es zusammenzuhängen, dass einerseits die jüngsten Blätter — etwa vier auf jeder Seite des Medianschnittes —, andererseits die zugehörigen Theile der Mutterachse noch wenig in die Dicke wachsen. Mit der Entstehung axillärer Bildungen ( $i-i_{III}$ , Fig. 1, Taf. XXI) tritt hierin insofern eine Aenderung ein, als über den in Höckerform hervortretenden derartigen Anlagen die zugehörigen Blätter mit den zur Herstellung der Achselhöhlen beitragenden Ausbauchungen beginnen. Verbreitert wird eine derartige Höhle wiederum durch Abrücken des Stützblattes von der Mutterachse. Dies geschieht unter Dickenwachsthum des nächst tieferen Internodiums und mehr selbstständigen Wachsthumsvorgängen eines dieses mit dem Blatte verbindenden Gewebepolsters. Die Höhle genügt zum Mindesten fürs Erste für die unbehinderte Entwicklung ihres Sprosses (Fig. 1 u. 1a, Taf. XXI). Dessen Blattbildung zieht sich gegenüber den früher beschriebenen Fällen etwas hinaus.

### 3. *Smilax rotundifolia* L.

Die Endknospe junger Frühjahrstriebe besitzt eine bedeutend geringere Zahl von Blättern, als diejenige von *Tamus*. Zudem waren diese in ihrer Entwicklung bedeutend vorgeschritten. Schon das zweite und dritte Blatt jeder Seite des Medianschnittes zeigt Dickenwachsthum (Fig. 2, Taf. XXI) und noch mehr das vierte und fünfte. Besonders an den letztgenannten Blättern sehen wir, dass dieses Wachsthum weitaus weniger die basalen, als vielmehr die mittleren und unter Umständen sogar noch höhere Theile der Blätter betrifft. Von ihnen liegt die Innenseite eines unteren der Aussen-seite eines nächst höheren Blattes nicht nur dicht an, es scheint auch, dass hier thatsächlich Drucke vorhanden sind. Aehnlich wie durch einen auf der Innenseite eines Stützblattes hergestellten höckerförmigen Auswuchs das Abrücken dieses Blattes von seiner Mutterachse gefördert werden kann, so kann auch durch das Dickenwachsthum mehr des Gesamtblattes die Förderung erfolgen. Voraussetzung ist hierbei, was für unseren Fall zutrifft, dass der Blattgrund und ebenso das anschliessend tiefere Internodium in die entsprechenden Wachsthumsvorgänge eintreten.

Dass übrigens die Herstellung eines Blatthöckers in vielen

Fällen nur die Einleitung zu einem partiellen Dickenwachsthum des Stützblattes in obigem Sinne ist, sei gleich hier erwähnt.

Die Achselsprosse scheinen ziemlich nahe der Scheitelspitze, von ihr getrennt durch 1—2 Blättchen, zu entstehen. Hier erheben sich die bei der geräumigen Achselhöhle zum mindesten fürs Erste in ihrer Entwicklung keineswegs behinderten Höcker. Deren Blattbildung — bezogen auf den Medianschnitt handelte es sich zunächst um ein hinteres Blatt — erfolgt ebenfalls verhältnissmässig spät.

Ueber den Blattanlagen, und zwar unter Ausschluss der Achselsprosse gemessene Querzonen der Mutterachse waren, von oben nach unten vorgegangen, 0,21 0,49, 0,85, 1,43 und 1,75 mm breit. In diesen Zahlen drücken sich Differenzen der Dicke aus, die in Zusammenhang mit der hier bis nahe zur Scheitelspitze greifenden Anlage von Achselsprossen stehen dürften. Bei *Tamus* wenigstens, wo die Sprossbildung sich hinauszieht, dafür aber zahlreichere Blätter in der Knospe vorhanden sind, war die Achse eine wesentlich schlankere.

Ob wir es hier mit Unterschieden der Species oder mit verschiedenen Wachstumsphasen eines gemeinschaftlichen Entwicklungsganges zu thun haben, kann fraglich sein. Von *Tamus* sowohl, wie von *Smilax* wurden je drei Längsschnittserien untersucht, die übereinstimmende Resultate ergaben. Das schliesst indessen nicht aus, dass früher oder später das Verhältniss ein anderes ist. Eine Periodicität des Wachsthums wäre denkbar, derart, dass zu einer bestimmten Zeit die Wachsthumsthätigkeit des Scheitels des Sprosses aufgehalten oder wenigstens bedeutend verlangsamt wird, während untere Glieder unter internodiale Streckung aus den Knospenlagen ausscheiden und umgekehrt. Im ersten Falle — die Sprossanlage konnte bis nahe zur Scheitelspitze vorschreiten — hätten wir die für *Smilax*, im zweiten die für *Tamus* beschriebene Knospe.

#### 4. *Calystegia sepium* R. Br.

Die Knospen der Frühjahrstriebe enthalten verhältnissmässig wenige, in ihrer Entwicklung dagegen um so vorgeschrittenere Blätter. Die internodiale Differenzirung ist eine ausgeprägte. Die Differenz der Dicke der successiven Internodien war eine wenig bedeutende.



Der Vegetationspunkt tritt zu bestimmten Zeiten in Kegelform hervor (S Fig. 9, Taf. XXI), er flacht sich mit der Anlage der Blätter ab (Fig. 10, Taf. XXI). Die letzteren entstehen nicht völlig gleichzeitig (Fig. 11, Taf. XXI).

Die Anlage der Achselsprosse findet in nicht unbeträchtlicher Entfernung von dem Sprossscheitel statt. Bei dem verhältnissmässig geringen Dickenwachsthum der Mutterachse vermitteln die mit dieser verwachsenen Gewebepolster zum grossen Theil das Abrücken der betreffenden Stützblätter. Der in die Sprossanlage eintretende Complex embryonalen Gewebes wird hierdurch bis zu gewissem Grad passiv gedehnt. Dies geschieht häufig schon, bevor es als ausgesprochene Höcker sichtbar wird. Seine Lage geht aus den Figuren 9—11, Tafel XXI (bei i—i,) hervor.

An der Herstellung der Achselhöhle kann sich das Stützblatt durch die Anlage eines höckerförmigen Auswuchses der Blattinnenseite betheiligen. Es kommt ferner vor, dass seitlich benachbarte Theile der Mutterachse local — an und über dem entstehenden Achselspross — im Dickenwachsthum zurückbleiben. Hier entsteht dann eine Nische, die man sich, wie aus den Grössenverhältnissen hervorgeht, nicht als durch Druck seitens des Sprosses veranlasst denken darf.

Bei *Calystegia* ist allerdings diese Nische nur angedeutet und zudem meist nur vorübergehend vorhanden. Mit dem Erstarken der räumlich zunächst unbehinderten Knospe holt dann der im Dickenwachsthum zurückgebliebene Theil der Achse das Rückständige nach.

Die bis jetzt beschriebene Sprossung war eine rein vegetative. Ihr folgen alsbald floralvegetative Doppelbildungen. Hierbei wird zunächst für die Blüthe gesorgt. Ziemlich nahe der Scheitelspitze des Muttersprosses (S Fig. 12, Taf. XXI) entsteht ein Höcker, der sich unter Verbreiterung besonders des Scheitels zur Herstellung von Blüthentheilen anschickt. Derartige Bildungen erfordern schon an sich eine recht geräumige Achselhöhle. Wie wir aus Fig. 12, Taf. XXI unter Bl, sehen, wird eine solche vorzugsweise unter selbstständigem Wachsthum des die Mutterachse mit dem Stützblatt verbindenden Gewebepolsters geschaffen, sie scheint um so geräumiger auszufallen, weil sie neben dem floralen Spross einen accessorischen, meist vegetativen bergen soll. Dieser ist bereits (bei i unter Bl, Fig. 12, Taf. XXI) in Gestalt eines kleinen, gegen das gemeinsame Stützblatt

gestellten Höckers vorhanden. Aus der genannten Figur ergibt sich die fernere Ausbildung und ebenso diejenige der nach der Mutterachse zu gestellten Blütenanlage (bei Bl<sub>„</sub>).

#### 5. *Clematis Vitalba* L.

Untersucht wurden die Knospen kräftiger Triebe zu Mitte Mai. Dieselben zeichnen sich durch geringe Blattzahl — etwa 4—5 Blattpaare — und starke internodiale Streckung aus. Drei verschiedene Entwicklungsstadien darstellende Medianschnitte sind in den Fig. 13 bis 15, Taf. XXI, skizzirt.

In der ersten Entwicklungsphase tritt der Vegetationspunkt als ziemlich schlanker Kegel hervor. In einer zweiten erscheint er, wohl in Folge der Anlage von Blättern und des verlangsamten oder wohl gar zeitweilig aufgehobenen Längenwachstums, in seiner Höhe reducirt. Nach Wiederaufnahme der Wachstumsthätigkeit wird der Kegel wieder schlanker. Die Anlage neuer Blätter steht bevor.

Die Achselsprosse entstehen ziemlich entfernt vom Scheitel über dem vierten bis fünften Blattpaar. Ihre räumliche Entwicklung geht besonders fürs Erste ziemlich unbehindert vor sich (bei i). Erst mit dem Vorhandensein einer grösseren Zahl eigener Blätter füllen die jungen Sprosse die Achselhöhle aus.

#### 6. *Lonicera Periclymenum* L.

Die ebenfalls Mitte Mai untersuchte Knospe gleicht im Allgemeinen derjenigen von *Clematis*. Zu erwähnen wäre, dass sich der Vegetationspunkt mit dem Entstehen neuer Blätter stark abflacht (Fig. 16, Taf. XXI) und erst nach Anlage solcher wieder schwach auswölbt (Fig. 17, Taf. XXI). Die Blattbildung erfolgt somit ziemlich nahe am Scheitel des Vegetationspunktes.

Von Interesse ist, wie sich die Mutterachse an der Herstellung der Achselhöhle beteiligt. Während die Sprossanlage sich in der Blattachsel eben hervorwölbt, bleiben seitlich benachbarte Theile nicht nur des Stützblattes, sondern auch der primären Achse in ihrem Dickenwachsthum zurück. Bezüglich der letzteren haben wir andeutungsweise und vorübergehend etwas Aehnliches bei *Calystegia* beobachtet. In dem vorliegenden Fall ist die Einbuchtung (Nische)

eine dauernde und zudem ziemlich bedeutende. Der heranwachsende Spross (i, Fig. 16 und 17) wird halb von der Mutterachse, halb von dem Stützblatt gedeckt, er ist an der so zu Stande kommenden Höhle nicht activ betheiligt. Diese füllt er erst nach Herstellung einer Anzahl eigener Blätter aus.

Besonders interessant ist der vorliegende Fall deshalb, weil er zeigt, in wie hohem Grade die sich auf die Anlage und den Schutz der Knospe beziehenden Entwicklungsvorgänge organisch ineinandergreifen.

### 7. *Humulus Lupulus* L.

Die soeben über der Erde erscheinenden Sprosse haben Endknospen mit, den Medianschnitt berücksichtigt, durchschnittlich zehn Blattpaaren. Nach dem Scheitel hin stehen diese gedrängt, gegen die Basis sind successiv zunehmende, im Vergleich mit den zuletzt beschriebenen Pflanzen allerdings verhältnissmässig geringe Abstände vorhanden. Die Nebenblätter, welche die Knospen decken, waren in der Entwicklung zunächst bedeutend vor den Laubblattanlagen im Vorsprung. Stark verbreiterte Blattbasen sind vorhanden und ebenso ziemlich grosse Achselhöhlen, welche die entstehenden Sprosse bergen (Fig. 19, Taf. XXI).

Zum Studium besonders der Letzteren eignen sich Medianschnitte weniger als die anschliessenden Schnitte der Serie. Letztere (Fig. 18, Taf. XXI) ergaben, dass die Bildung der Achselsprosse — sie werden von vornherein ziemlich gross angelegt — nicht bis zum Sprossscheitel vorgeschritten ist.

Ob eine derartig ausgiebig ausgestattete Knospe für die Dauer der Vegetationsperiode beibehalten wird oder nicht, habe ich nicht festgestellt. Wahrscheinlicher dürfte es sein, dass sie nur im ersten Frühjahr vorhanden ist, später dagegen, mit dem Fortschreiten des so bedeutenden Längenwachsthums, eine einfachere wird.

### 8. *Pharbitis hispida* Chois.

Es bedarf keiner weiteren Ausführung, dass sowohl eine mit wenigen, als auch eine mit vielen Blattanlagen versehene Knospe ein ausgiebiges Längenwachsthum vermitteln kann. Um zu prüfen, ob hier etwa die Ernährungsverhältnisse eine Rolle spielen, wurden

Keimlinge von *Pharbitis* untersucht. Diese waren 10 cm hoch, besaßen erst 2—3 entfaltete Blätter, womit sich wohl annehmen lässt, dass das zur Verfügung stehende Nährstoffmaterial ein noch verhältnissmäßig beschränktes ist.

Die Endknospe derartiger Keimlinge war eine reich ausgestattete, es kamen auf den Medianschnitt durchschnittlich 20 Blätter. In jeder Blattachsel — deren starke Verbreiterung erfolgte auf die mehrfach beschriebene Weise — befand sich eine Inflorescenzanlage (Fig. 20, Taf. XXI).

Unter floraler Bevorzugung ist somit in der Knospe ein schon bedeutender Theil des oberirdischen Pflanzenkörpers den Grundzügen nach angelegt. Dieser Phase steht diejenige der Ausbildung des der Anlage nach vorhandenen gegenüber. Zudem hat ein Hinblick auf das Längenwachsthum unserer Pflanze der Vegetationspunkt noch bedeutende Zuwachse einzuleiten, sei es nun unter Vermittelung einer einfachen oder unter Beibehaltung der ausgiebig ausgestatteten Knospe.

Die Mehrzahl der in diesem Capitel beschriebenen Pflanzen besaß einfache Knospen. Zudem traten an ihnen, denen das Nährstoffmaterial des unterirdischen Pflanzenkörpers eine unbehinderte Entwicklung sichert, die vegetativen Anlagen in den Vordergrund. Sind derartige Unterschiede auch auffallend, so muss doch hervorgehoben werden, dass die vorliegenden Untersuchungsergebnisse eine sichere Entscheidung der Frage über den Einfluss der Ernährungsverhältnisse nicht gestatten. Es waren, wie wir bei *Tamus* und *Humulus* gesehen haben, Fälle nicht ausgeschlossen, in denen unter günstigen Ernährungsverhältnissen stehende Pflanzen sehr ausgiebig ausgestattete Knospen besaßen.

Was die Entstehung der Achselsprosse anlangt, so sind bei den Bäumen und Sträuchern die ersten und die späteren derartigen Bildungen auseinanderzuhalten. Jene entwickelten sich zum Theil sehr entfernt vom Scheitel des Muttersprosses, entfernter als dies bei den schlingenden und kletternden Pflanzen beobachtet wurde, obwohl auch deren Achselsprosse, wie wir sahen, keineswegs an der Scheitelspitze ihre Anlage fanden. Die zuletzt auftretenden derartigen Bildungen dagegen können unter Umständen — es hängt dies mit dem Abschluss des Längenwachsthums ihrer Mutterachse zusammen, das ja bei dem geringen jährlichen Zuwachs der Sträucher

und noch mehr demjenigen der Bäume kein bedeutendes ist — nahe oder auch wohl gar an dem Vegetationspunkt entstehen.

Etwas Aehnliches haben wir bei den in diesem Kapitel besprochenen Pflanzen nur in Bezug auf die floralen Anlagen beobachtet. Ausgeschlossen ist es nun allerdings nicht, dass auch vegetative, gegen das Ende oder mit dem Abschluss des hier so bedeutenden, die diesbezüglichen Verhältnisse beeinflussenden Längenwachstums, einmal nahe am Sprossscheitel ihre Anlage finden.

Umgekehrt könnten aber auch an den unterirdischen Knospen — es wurden nur die eben über die Erde gesandten untersucht — die ersten Achselsprosse nach Analogie derjenigen der Winterknospen der Bäume und Sträucher, also sehr entfernt von der Scheitelspitze auftreten. Principielle Unterschiede würden dann bei den verglichenen Pflanzen nicht vorhanden sein.

Letzteres gilt im Grossen und Ganzen auch von den histologischen Vorgängen, von den Verschiebungen, welche die im Entstehen begriffene Knospe erfährt, und den Vorkehrungen, welche zu deren Schutze getroffen werden.

### III. Die Stauden.

#### 1. *Phlox paniculata* L.

Die im Frühjahr austreibende Pflanze befindet sich unter günstigen Ernährungsverhältnissen. Sie steht in Bezug auf das Längenwachsthum allerdings wesentlich hinter den schlingenden und kletternden Gewächsen zurück, doch ist ein derartiges Wachsthum im Allgemeinen bedeutender als bei den Bäumen.

Die Endknospe einer 20 cm hohen Pflanze des Frühjahrs zeigte im medianen Längsschnitt fünf bis sechs Blattpaare (Fig. 14, Taf. XXII). Der jüngste Achselspross, es handelt sich um einen vegetativen, ist durch zwei Blattanlagen von dem Scheitel seiner Mutterachse getrennt. In Folge des überwiegenden Dickenwachstums einer angrenzend tieferen Querzone der letzteren, wird der zunächst wenig mehr wie ein Podium darstellende Spross nach dem Stützblatt hin verschoben. Inzwischen erheben sich die ersten lateralen Blätter, sie füllen hier die Achselhöhle so ziemlich aus. Letztere vergrössert und vor Allem verbreitert sich indessen, es über-

wiegen jetzt die auf das Stützblatt und die Mutterachse entfallenden Wachstumsvorgänge. Damit liegt die junge Knospe zu einer Zeit, in der die Medianblätter zur Anlage kommen, ziemlich frei (i, Fig. 14, Taf. XXII). Die Orientirung ist jetzt derart, dass die gegen die Blattbasis verschobene Knospe ihren Scheitel gegen die Mutterachse richtet.

Dass ebenso, wie in den früher beschriebenen Fällen, diese Lage keine dauernde ist, geht aus Fig. 15, Taf. XXII hervor. Die älteren Achselsprosse besitzen wieder Verticalstellung.

## 2. *Rubia tinctorium* L.

Die Endknospe einer 35 cm hohen Pflanze des Frühjahrs enthielt 5 Blattquirle, die einander ziemlich dicht anschliessen. Der jüngste Achselspross fand sich, den jüngsten Blatthöcker nicht mitgerechnet, in der Achsel eines Blattes des zweiten Blattquirles. Anlage und Stellung geben zu besonderen Bemerkungen keinen Anlass (Fig. 25, Taf. XXII). Erwähnt möge dagegen werden, dass bereits jetzt schon die Wachstumsthätigkeit des Vegetationspunktes beendet ist, dass sich die Pflanze nunmehr auf Grund der in der Knospe bereits angelegten Theile entwickelt.

Hiermit steht es wohl im Zusammenhang, dass an einer zweiten untersuchten Knospe (Fig. 26, Taf. XXII) die Sprossanlage, es handelt sich um vegetativ-florale Achselsprosse, bis nahe zur Scheitelspitze greift, getrennt von ihr nur noch durch einen Blatthöcker. Wie der letztere, also ausschliesslich aus embryonalem Gewebe des Vegetationspunktes, baut sich in diesem Falle der junge Spross auf.

Dessen fernere Entwicklung und die zu seinem Schutze getroffenen Vorkehrungen ergeben sich aus den genannten Abbildungen.

## 3. *Lysimachia ciliata* L.

Hier trat noch auffälliger als bei *Rubia* das Wachsthum der Sprossspitze zurück. Auch in dem vorliegenden Fall handelt es sich um eine Pflanze, welche zu der in Frage kommenden Zeit sich bei dem Aufbau ihres oberirdischen Körpers mit der Ausbildung des noch in der Endknospe der Anlage nach Vorhandenen begnügen kann.

In Fig. 27, Taf. XXII wurde der Medianschnitt der Endknospe eines 30 cm hohen Exemplars von *Lysimachia* abgebildet. Der Vegetationspunkt der Hauptachse ist im Wachsthum durch die nächst tieferen, wie gleich hier erwähnt werden soll, floralen Achsel-sprosse überholt worden. Diese die Hauptachse A überragenden Bildungen erfordern eine räumlich recht geförderte Blattachsel. Eine solche vermittelt das Dickenwachsthum der Mutterachse, speciell das nächst tiefere Internodium. Dieses besitzt an der Einmündestelle der betreffenden Stützblätter (bei B, Fig. 27, Taf. XXII) mindestens die dreifache Breite des sein Wachsthum einstellenden, die Achsel terminal abschliessenden Internodiums.

An dem Stützblatte einer schon älteren Sprossanlage (bei i unter B, Fig. 27, Taf. XXII) scheint die accessorische Sprossbildung — ich habe sie nicht weiter verfolgt — eingeleitet zu werden.

#### 4. *Lilium camtschaticense* L.

Die Untersuchung nahezu ausgewachsener, in der laufenden Vegetationsperiode nicht zum Blühen gelangender Pflanzen ergab, dass ein terminaler Vegetationspunkt gar nicht mehr vorhanden ist. An seiner Stelle fand sich abgestorbenes, mehr oder minder zusammengefallenes Gewebe.

Etwas jüngere Pflanzen liessen den abgestorbenen Vegetationspunkten wenigstens seinen ungefähren Umrissen nach noch erkennen. Derselbe war einschliesslich zweier Blatthöckern zusammengefallen und durch das Wachsthum benachbarter Theile bei Seite geschoben worden (S Fig. 29, Taf. XXII). Auch an diesen macht sich der Absterbeprocess schon bemerkbar.

Es schien nun wünschenswerth, den Zeitpunkt und ebenso die näheren Umstände festzustellen, unter denen der Vegetationspunkt seine Thätigkeit aufgibt. Letzteres war der Fall bei Pflanzen, welche etwa die Hälfte der ihnen zukommenden Höhe erreicht hatten. An der Sprossspitze — dem Scheitel sammt den beiden jüngsten Blatthöckern — fällt es dann auf, dass die Zellkerne sich im Gegensatz zu denjenigen tieferer Gewebepartien weniger intensiv färben, dass der dichte protoplasmatische Zellinhalt mehr und mehr einem wasserreicheren Platz macht. Das Gewebe verliert nach und nach

den Charakter eines embryonalen. Bald färben sich die Kerne gar nicht mehr. Der Zellinhalt wird wasserhell.

Zunächst sind die Zellen noch straff. Dann, ausgehend von inneren Complexen, verlieren die Zellwände die scharfe Spannung und fallen zusammen. Bis zu dem oben erwähnten Verschieben des zuvor genau die Scheitelspitze einnehmenden ehemaligen Vegetationspunktes (Fig. 28, Taf. XXII bei S) ist dann nur noch ein Schritt.

Bevor die Pflanze die halbe Höhe erreicht hat, fungiert der Vegetationspunkt vollständig normal. Er legt Blätter an, es entstehen die allerdings zunächst gestauchten Internodien, beide vollkommen lebensfähig und augenscheinlich im Stande das noch rückständige Wachstum durchzuführen. Interessant ist es, dass gerade diese Durchführung — es handelt sich, wie aus dem schon Gesagten hervorgeht, um ein noch recht bedeutendes Wachstum — unter totalem Ausschluss des Vegetationspunktes vor sich geht. Dieser stellt nicht, wie in den seither beobachteten Fällen, sein Wachstum nur ein, er stirbt vielmehr vollständig ab, wenn das in der Knospe bereits angelegte Material für den Aufbau des oberirdischen Pflanzkörpers ausreicht.

Dass der Vegetationspunkt nur die Anlage dieses Materials vermittelt, dafür liefert die hier beschriebene Pflanze aufs schlagendste den Beweis.

##### 5. *Dianthus chinensis* L.

Um auch für diese Gruppe eine Pflanze anzuschliessen, die sich zur Zeit der Untersuchung unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen befindet, wurden Keimlinge von *Dianthus* — sie besaßen eine Höhe von 4—6 cm — geprüft.

Der Vegetationspunkt war hier noch in voller Thätigkeit. Diese richtete sich vor Allem auf die Anlage von Blättern, welche derjenigen der Sprosse weit voraneilte. Eine ziemlich reich ausgestattete Knospe ist vorhanden mit nur einem zu einem den ältesten Blättern gehörigen Achselspross. Bei Keimpflanzen von 6—7 cm Höhe kam zu diesem Spross ein neuer in der Achsel eines etwas höheren Blattes befindlicher (Sp Fig. 8, Taf. XXII).



#### IV. Einjährige Pflanzen.

##### 1. *Tinantia fugax* Scheido. var. *erecta* Doum.

Zur Untersuchung gelangten Keimpflanzen von 6—10 cm Höhe. Der Medianschnitt durch die Knospe der kleineren Pflanze ergab links und rechts je acht Blattanlagen, also wiederum eine recht ausgiebige Ausrüstung. Von Achselsprossen war nur ein einziger — er gehörte zu dem fünften Blatt — vorhanden (bei i Fig. 17, Taf. XXII), der soeben eigene Blätter anlegt. Die Stellung ist eine nahezu verticale. Die Achselhöhle war eine geräumige.

Auch die Knospe der grösseren Pflanze (Fig. 18, Taf. XXII) zeigt nur einen in seiner Entwicklung allerdings vorgeschrittenen Achselspross. Derselbe — eine vegetative Bildung — sitzt in der Achsel des sechsten Blattes (bei Sp). Wahrscheinlich handelt es sich hier um den bereits beschriebenen Spross der kleinen Keimpflanze, der mit dem inzwischen erfolgten Auftreten neuer Blätter an tieferer Stelle der Achse erscheint.

In dem vorigen Capitel haben wir Fälle kennen gelernt, in denen die organbildende Thätigkeit des Vegetationspunktes plötzlich zu Gunsten der Ausbildung bereits angelegter Theile zurücktrat. Bei *Tinantia* war — es mag darauf hingewiesen werden, dass die Ernährungsverhältnisse hier noch keine besonders günstigen sind — das Umgekehrte der Fall. Der Vegetationspunkt befand sich in voller, sich auf die Anlage von Blättern erstreckender Thätigkeit. Bei dem Fehlen ausgeprägter internodialer Differenzirung und der langsam vor sich gehenden Längsstreckung schon älterer interfoliarer Theile verbleiben diese Blätter zumeist lange in der Knospenlage. Sie können als die für die Pflanze zunächst wichtigen Organe betrachtet werden. Sehen wir doch, dass die Achselsprosse der Zahl nach sehr zurücktreten und ziemlich weit entfernt vom Scheitel des Mutterorgans ihre Anlage finden.

##### 2. *Nicotiana rustica* L.

Geprüft wurden vier 3—6 cm hohe Keimpflanzen. Die Knospe zählte im medianen Längsschnitt links und rechts je vier bis fünf Blätter (Fig. 9, Taf. XXII). In der Achsel des 4jüngsten

Blattes finden wir eine Sprossanlage. Der stark in die Länge gewachsene Vegetationskegel schiebt sich an neue Blätter herzustellen. Die Sprossbildung wird zunächst nicht fortgesetzt.

Bei den successiv grösseren Pflänzchen treffen wir den Achselspross — wahrscheinlich wieder dieselbe Bildung — über dem fünften, sechsten und siebenten Blatt. Er befindet sich im letzteren Fall, bei der 6 cm hohen Keimpflanze, in der Achsel eines schon entfalteten Stützblattes. Die Knospe selbst wäre damit ohne jeden derartigen Spross (Fig. 10, Taf. XXII).

### 3. *Zinnia elegans* Jacq.

Die 4 cm hohen Keimlinge dieser Pflanze legen einen oder höchstens zwei Achselsprosse an, um dann, wenigstens fürs Erste, ausschliesslich Blätter zu bilden. Mit einer diesbezüglichen Thätigkeit war sogar der Vegetationspunkt einer schon 6 cm hohen Pflanze noch beschäftigt (Fig. 11, Taf. XXII). Das Stützblatt des erst entstandenen Sprosses (i) ist inzwischen schon aus der Knospe ausgetreten.

### 4. *Silene noctiflora* L.

Fanden sich seither die ersten in der Entwicklung schon ziemlich vorgeschrittenen Achselsprosse entfernter vom Vegetationspunkt vor, so begegnen wir hier dem, wie es scheint seltenen Fall, dass sie nahe an demselben entstehen, getrennt von ihm durch eine Blattanlage (Fig. 12, Taf. XXII bei i) oder, was ich allerdings nur einmal beobachtete, direct am Vegetationspunkt (Fig. 13, Taf. XXII bei i). In beiden Skizzen konnte, da die Stellung des Sprosses keine scharf mediane ist, der Vegetationspunkt nicht im medianen Längsschnitt gegeben werden.

Seitens der Vegetationspunkte nächst älterer Keimpflanzen — die eben beschriebenen waren erst 4 cm hoch — findet fürs Erste ausschliesslich Blattbildung statt.

### 5. *Linum usitatissimum* L.

Keimpflanzen bis zu einer Höhe von 5 cm entbehren meist völlig der Achselsprosse. Dann folgt eine Phase, in der solche

angelegt werden. Dies geschah nicht direct am Vegetationspunkt, sondern getrennt von ihm durch mindestens ein meist nicht mehr vollständig aus embryonalem Gewebe bestehendes Blatt (Fig. 16, Taf. XXII). Durchaus nicht jedes Blatt erhält einen Achselspross. Es überwiegen beispielsweise bei den 5—10 cm hohen Keimpflanzen der Zahl nach weitaus die Blätter ohne derartige Sprosse.

Am ausgiebigsten wird mit solchen, sei es vereinzelt, sei es mehr gruppenweise, noch die obere Hälfte der Knospe versehen. Im weiteren Verlaufe des Wachsthumns folgen dann nahe dem Vegetationspunkt und aus diesem direct hervorgehend florale Sprosse, die sich schon bei ihrem ersten Auftreten durch ihre Grösse von den früher entstandenen vegetativen auszeichnen.

Die Letzteren treiben überhaupt nur unter aussergewöhnlichen Entwicklungsbedingungen aus, sie sind als Reservesprosse zu betrachten. Es ist interessant, dass sie in Bezug auf ihre Entstehung nicht von ähnlichen regelmässig austreibenden anderen Pflanzen abweichen, dass dagegen sehr bald die zur Herstellung einer geräumigeren Achselhöhle führenden Wachsthumsvorgänge und darunter besonders diejenigen des basalen Gewebepolsters zwischen Blatt und Mutterachse keine weiteren Fortschritte machen. Die Folge ist, dass die ihre Entwicklung ebenfalls bald abschliessende axilläre Knospe ihrer Mutterachse sowohl wie dem Stützblatt ziemlich dicht anliegt, die Höhle somit vollständig ausfüllt.

#### 6. *Cannabis sativa* L.

Nachdem für eine Anzahl Pflanzen feststand, dass kurz nach der Keimung der allerdings zunächst wichtigere Blattrkörper der Anlage noch bevorzugt wird, war es wünschenswerth, auch ältere Keimpflanzen auf diese Verhältnisse zu prüfen. Dementsprechend wurden die Endknospen 15—20 cm hoher Exemplare von *Cannabis* untersucht.

Die Knospe der 15 cm hohen Pflanze enthielt, den Median-schnitt berücksichtigt, etwa acht Blattpaare mit successiv geförderten, immerhin aber noch verhältnissmässig kleinen Internodien. An der Sprossspitze überwiegt noch die Blattbildung. Die Anlage der Achselsprosse war erst bis zum 3—4jüngsten Blattpaar vorgeschritten (Fig. 22, Taf. XXII).

Aus der Zahl der Blätter und Internodien in- und ausserhalb der Knospe im Vergleich mit solchen der späteren Pflanze ergab sich, dass im Allgemeinen, von mehr ausnahmsweisen, durch eine besonders üppige Vegetation bedingten Zuwachsen abgesehen, die Pflanze ihren Grundzügen nach schon so ziemlich angelegt ist.

Dementsprechend war es nicht auffällig, dass bei den 20 cm hohen Exemplaren die Sprossbildung sich der Scheitelspitze nähert, oder was so ziemlich dasselbe bedeutet, dass der Vegetationspunkt in seiner blattbildenden Thätigkeit nachlässt oder sie wohl gar ganz einstellt. In Fig. 23, Taf. XXII finden wir den jüngsten Spross in der Achsel des zweiten, in Fig. 24, Taf. XXII dagegen schon in derjenigen des jüngsten Blattpaares. In letzterem Fall geht die Bildung direct aus dem Vegetationspunkt hervor.

Die älteren, schon aus der Knospe getretenen Achselsprosse — sie dürften den vereinzelt auftretenden entsprechen, die, wie wir bei den in diesem Capitel beschriebenen Pflanzen gesehen haben, zuerst entstehen — werden vorzugsweise vegetativ entwickelt. Die jüngeren dagegen sind vegetativ-florale Bildungen. Diese werden noch in der Knospe ziemlich weit gefördert, sie beanspruchen hier, sei es als Anlagen belaubter Rispen, sei es als beblätterte Scheinähren der männlichen oder der weiblichen Pflanze, gegenüber den meisten der seither betrachteten Gewächse, ganz besonders aber auch gegenüber *Linum*, eine sehr grosse Blattachsel. Es ist nun interessant und spricht in hohem Grade dafür, dass bei der Verzweigung die Wachsthumsvorgänge des entstehenden Sprosses mit denjenigen der Mutterachse und des Stützblattes in engen Wechselbeziehungen stehen, dass zu einer Zeit, in der sich der betreffende Achselspross noch im Höckerstadium befindet (bei 2 Fig. 24, Taf. XXII), schon für dessen aussergewöhnliche räumliche Bedürfnisse gewissermassen vorgesorgt wird. Noch ehe die Neubildung der geräumigen Blattachsel bedurfte, sehen wir, dass eine solche unter entsprechendem Wachsthum der nächst tieferen Querzone der Mutterachse und unter Betheiligung des anstossenden Gewebepolsters zur Anlage gelangt.

#### 7. *Impatiens Balsamina* L.

Auch hier wurden Pflanzen untersucht, welche über das erste Keimungsstadium bereits hinaus waren. Die Phase der Bevorzugung

der Blattbildung ist an den eine Höhe von 8—10 cm besitzenden Pflanzen schon vorüber. Zudem sind diese — mehr ausnahmsweise spätere Zuwachse nicht berücksichtigt — ihren Grundzügen nach bereits angelegt.

Ausserhalb der Knospe treffen wir vorzugsweise für vegetative Zwecke bestimmte Achselsprosse, in der Knospe dagegen florale. Die Anlage der letzteren war bis nahe zum Scheitel des Vegetationspunktes vorgeschritten, aus welchem sie schliesslich auch direct hervorgehen können.

Besonders in Bezug auf die floralen Sprosse zeigt nun unsere Pflanze ziemlich eigenartige Verhältnisse. Dies bezieht sich weniger auf die hier vorliegende accessorische Sprossbildung (b Fig. 19, Taf. XXII), die ja nach dem schon Gesagten wenig Neues bietet, als vielmehr auf die Art und Weise wie die Sprosse sich verzweigen. Sind dieselben in ihrem Längenwachsthum etwas vorgeschritten, so beginnt ein ziemlich auffälliges Dickenwachsthum zunächst des nach der Mutterachse gestellten serialen Hauptsprosses. Dann theilt sich dessen verbreiteter Scheitel in einer an Dichotomie<sup>1)</sup> erinnernden Weise (Fig. 20, Taf. XXII). Allerdings ist die eine Hälfte meist eine, wenn auch nicht viel kleinere. Nach dieser hin legt nun die etwas grössere Hälfte ein Blatt an, erstarkt und tritt dann als dominirende Achse mehr hervor.

Gewöhnlich bleibt es hierbei nun nicht stehen. Während die dominirende Achse ein, wenn auch nicht bedeutendes Längenwachsthum einleitet, verbreitert sich die nun als secundäre gekennzeichnete. Sie zerfällt nun ihrerseits in zwei wiederum meist nicht vollständig gleiche Hälften, die sich ähnlich verhalten wie die erst entstandenen.

Mit dieser einmaligen Wiederholung des Theilungsvorganges am Scheitel, der sich an zwei Sprossen der Blattachsel in lateraler Richtung vollzieht (Fig. 21, Taf. XXII bei a u. b), ist die Zahl der künftigen Blüthen, denn um solche handelt es sich hier, ge-

1) Nach Warming, *Recherches sur la ramification des Phanérogames etc.*, p. 76 ff. und p. X des Résumé findet echte Dichotomie bei *Hydrocharis*, *Vallisneria* und der Verzweigung der Ranken von *Vitis vulpina* statt. Man vergl. auch die Angaben von R. Pedersen, *Botanisk Tidsskrift*, Kjöbenhavn 1873, p. 33—96. Referirt Bot. Jahresbericht 1873, p. 234. Nach K. Schumann, Untersuchungen über den Blüthenanschluss, 1890, p. 504, gewähren diejenigen Pflanzen, „bei welchen der Vegetationskegel durch Furchung in zwei Parzellen zerfällt“, eine Uebergangsform zwischen den terminalen Blüthen und den lateralen.

geben. Von den sechs der Anlage nach in der Blattachsel vorhandenen werden 2—3 gewöhnlich alsbald zur Ausbildung gebracht. Der Rest bleibt für später in Reserve. Letzteres gilt auch von einem weiteren, allerdings vegetativen Spross, der in Medianstellung in der Blattachsel zu finden ist (C Fig. 23, Taf. XXII).

Ob wir es bei der Zwei- oder Dreitheilung floraler Anlagen mit einem sich regelmässig vollziehenden oder mehr ausnahmsweisen Verzweigungsmodus zu thun haben, konnte ich, da das eingelegte Material zur Untersuchung nicht ausreichte und neues bei der bereits vorgeschrittenen Vegetation nicht mehr zu beschaffen war, nicht feststellen. Wie es scheint, handelt es sich hier um einen interessanten Uebergang von der dichotomen zur normalen Verzweigung. An erstere erinnern die nahezu gleichen Theilungsproducte des Scheitels. Denken wir uns, dass von diesem die eine Hälfte quantitativ mehr und mehr zurücktritt, so hätten wir schliesslich eine sich normal am Vegetationspunkt vollziehende Sprossung. Tritt endlich der für den Spross in Betracht kommende Complex embryonalen Gewebes nicht an dem Vegetationspunkt selbst, sondern abgetrennt von ihm, an tieferer Stelle der Mutterachse in die Sprossbildung ein, so entspricht der Vorgang der axillären Verzweigung, wie wir sie im Verlaufe unserer Betrachtungen in der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle kennen gelernt haben. Eine extreme Stellung nimmt dann noch die accessorische Sprossbildung (*Robinia*, *Aristolochia* etc.) ein. Der Complex embryonalen Gewebes — er ist hier ebenfalls ein isolirter — zerfällt in Partialcomplexe und erst diese schreiten zur Sprossanlage.

Die in der Reserve verharrenden floralen Sprosse in der Blattachsel von *Impatiens* kommen gewöhnlich sehr spät, meist nachdem die ersten zwei bis drei bereits Samen angesetzt haben, zur Entwicklung. Auch der zugehörige vegetative Spross treibt gewöhnlich erst im Spätherbst aus.

Bei den in diesem Capitel betrachteten Pflanzen eilt kurz nach der Keimung die Bildung der Blätter derjenigen der Sprosse bedeutend voraus. Eine mit Blättern ausgiebig ausgestattete Knospe wird hergestellt, die basal nur sehr vereinzelte Achselsprosse besitzt. Entweder entstehen diese in der Nähe des Vegetationspunktes und dann folgt seitens des letzteren eine Periode ausschliesslicher Blattbildung, oder sie entwickeln sich — das scheint der häufigere Fall

zu sein — entfernter von ihm und dann entsprechen die Vorgänge im Allgemeinen denjenigen, die sich in der schwellenden Winterknospe der Bäume und Sträucher im ersten Frühjahr vollziehen.

Die Sprossanlage hätte nun in progressiver Folge bis zum Scheitel des Muttersprosses vorzuschreiten.

Ein derartiger Vorgang fällt bei den einjährigen Pflanzen in die zweite Keimungsphase, diejenige, in der der oberirdische Pflanzenkörper seinen Grundzügen nach angelegt wird. Nachträgliche, mehr ausnahmsweise Zuwachse würden damit keineswegs ausgeschlossen sein. Meist sind sie indessen, wie bei den Sträuchern und noch mehr den Bäumen, quantitativ nicht von besonderer Bedeutung. Wir können uns vorstellen, dass die bereits der Anlage nach vorhandenen Theile, einerlei ob sie aus der vorjährigen oder der laufenden Vegetationsperiode stammen, unter selbstständigem Wachsthum zur Entwicklung gelangen.

Dass thatsächlich etwas Derartiges stattfindet, sahen wir bei den Stauden. In Entwicklungsstadien, die allerdings denjenigen der zweiten Phase der Keimung der in diesem Capitel betrachteten Gewächse gegenüber als wesentlich vorgeschrittenere bezeichnet werden müssen, stellt der Vegetationspunkt seine Thätigkeit ein oder geht wohl auch ganz zu Grunde. Man darf annehmen, dass etwas Aehnliches bei den einjährigen Pflanzen und hier sogar schon früher der Fall sein wird, weil diese in Bezug auf das Gesamtwachsthum im Durchschnitt hinter den Stauden zurückstehen.

Die Wachsthumsthätigkeit des terminalen Vegetationspunktes würde somit bei den Stauden länger anhalten. Diese nehmen in Bezug hierauf eine Mittelstellung zwischen den einjährigen und den schlingenden und kletternden Pflanzen ein. Dass den Letzteren ein ganz aussergewöhnliches Längenwachsthum zukommt, haben wir bereits gesehen, ebenso dass es durch eine einfache oder eine ausgiebig ausgestattete Knospe eingeleitet werden kann. Beide Fälle setzen eine längere Thätigkeit des terminalen Vegetationspunktes voraus, der allerdings mit dem Vorhandensein eines bedeutenderen für den Ausbau des oberirdischen Pflanzenkörpers in Betracht kommenden Materials (ausgiebige Knospe) etwas früher ausser Thätigkeit gesetzt werden könnte.

Ob und inwieweit die Ernährungsverhältnisse auf die genannten Vorgänge von Einfluss sind, ist aus den vorliegenden Untersuchungs-

ergebnissen nicht klar ersichtlich. In Beziehung zu solchen liess sich noch am Ersten die kurz nach der Keimung hervortretende Bevorzugung der Anlage von Blättern als der zunächst wichtigeren Organe bringen.

## V. Wasserpflanzen.

### 1. *Hippuris vulgaris* L.

Der Vegetationspunkt 15—20 cm hoher Pflanzen ist ein sehr schlanker. Unter dem Scheitel erheben sich ziemlich dicht aneinander die Blatthöcker (Fig. 1, Taf. XXII). Ein recht unvermittelter Uebergang des schlanken Vegetationskegels in stark verbreiterte unterstellte Theile der Achse war vorhanden. Erst hier, über dem siebenten bis achten Blatt der betreffenden Seite fanden sich Achselspresse vor (i—i., Fig. 1, Taf. XXII). Diese werden zu Blüten. Ihre Anlage giebt zu weiteren Bemerkungen keinen Anlass.

Eine Periodicität des Wachstums scheint vorhanden zu sein. Es kommen Fälle vor, in denen der unvermittelte Uebergang des schlanken Vegetationskegels in die stark verbreiternde Achse fehlt, ferner solche, in denen er wesentlich gemildert ist. Die Annahme liegt nahe, dass hier das Längenwachsthum des Vegetationspunktes zurücktritt oder zeitweilig auch ganz aufhört, während nach der Basis hin ein sich successiv steigernes Dickenwachsthum stattfindet. Ein mehr gleichmässiger, kegelförmiger Abschluss des Stammes kommt zu Stande. Folgt hierauf eine Phase des dominirenden Längenwachstums, so kann wieder der Entwicklungszustand herbeigeführt werden, von dessen Betrachtung wir ausgingen.

In den von mir untersuchten Fällen erfolgte die Anlage von Achselsprossen ziemlich entfernt von der Scheitelspitze, was allerdings nicht ausschliesst, dass zu anderen Zeiten das Gegentheil der Fall ist. Ferner lagen Präparate vor, an denen nur wenige derartige Sprosse vorhanden waren, und solche, an denen sie vollständig fehlten.

### 2. *Myriophyllum proserpinacoides* Gill.

In der Knospe der meisten Landpflanzen und ebenso bei *Hippuris*, verdicken sich die direct unter dem Vegetationspunkt



liegenden Theile der Achse recht bedeutend. Wir sehen, dass hierdurch und ebenso durch Wachsthumsvorgänge eines das Stützblatt und die Achse verbindenden Gewebepolsters dem jungen Achselspross Platz während seiner ersten Entwicklung geschafft wurde. Bei dieser Gelegenheit erfolgt eine Verschiebung der Sprossanlage gegen das Stützblatt hin.

Es leuchtet nun ein, dass auch durch ein bedeutenderes Längenwachsthum der Mutterachse für die räumliche Entwicklung seitlicher Glieder gesorgt werden kann. Die Achselsprosse rücken dann allerdings nicht gegen oder scheinbar gar auf das Stützblatt, sie bleiben vielmehr an ihrer Mutterachse inserirt, der sie entweder rechtwinklig oder unter mehr spitzem Winkel aufsitzen.

Entwickelungs- und Stellungsverhältnisse der letztgenannten Art scheinen mir nun für die untergetauchten Wasserpflanzen typisch zu sein. Medianschnitte durch das Sprossende von *Myriophyllum* (Fig. 2, Taf. XXII) zeigen nur eine schwache Achse mit dementsprechend dominirendem Längenwachsthum. In den von mir beobachteten Fällen legt der Vegetationspunkt nur Blätter an. Die Bildung von Achselsprossen erfolgte an tieferen Stellen, über dem fünften bis achten Blatt<sup>1)</sup>. Es schien sich hier um vegetative Anlagen zu handeln, mit denen übrigens keineswegs alle Blätter versehen wurden. Von solchen entbehrte sogar die Mehrzahl der axillären Bildungen.

### 3. *Potamogeton crispus* L.

Es ist bekannt, dass bei den Wasserpflanzen die Verzweigung schon am Vegetationspunkt, über dem jüngsten Blatte, stattfinden kann<sup>2)</sup>, ferner, dass auch von vornherein die junge Sprossanlage eine quantitativ verhältnissmässig bedeutende ist. Hiermit wurde in Beziehung gebracht, dass öfter eine Ablenkung des terminalen in Ver-

1) Vergl. auch die hiermit übereinstimmenden Angaben von Vöchting, Zur Histologie und Entwicklungsgeschichte von *Myriophyllum*. Nova Acta Leopold. Carol. 1872, p. 5.

2) Pringsheim, Botanische Zeitung 1853, p. 609. — Warming, Recherches sur la ramification des Phanérogames etc., p. 76 ff. — Rohrbach, Beitr. zur Kenntniss einiger Hydrocharideen. Abh. der naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. XII, 1871. — Joseph Franz Müller, Entwicklungsvorgänge bei *Vallisneria spiralis*. Hanstein's botanische Abhandlungen, Bd. III, Heft 4, p. 44 ff.

zweigung getretenen Vegetationspunktes von seiner ursprünglichen Wachstumsrichtung stattfindet.

Auch bei Potamogeton sind derartige Ablenkungen zu beobachten. Auch hier finden wir eine quantitativ von vornherein bevorzugte Sprossung an dem Vegetationspunkt selbst (i Fig. 3, Taf. XXII). Neben dieser läuft indessen eine mit den seither beobachteten mehr übereinstimmende nebenher. Die Anlage der Sprosse — durchaus nicht alle Blattachseln werden mit solchen versehen — erfolgte dann in einer gewissen Entfernung vom Scheitel, in dem 4—5jüngsten Blatte (bei i, Fig. 3, Taf. XXII).

Bei ersterer Form der Verzweigung dürfte es sich um einen der Sprosse der beiden Spathablätter — diese werden angelegt, wenn der Laubspross sich anschickt, terminal in der Blütenbildung aufzugehen — handeln<sup>1)</sup>. Eine Wachstumsablenkung wird hierbei allerdings nicht immer beobachtet (Fig. 4, Taf. XXII bei B).

Die Förderung, welche die Achselsprosse, einerlei wie sie nun entstanden sind, erfahren, ist meist eine ungleiche, eine Erscheinung, welche ich bei den Landpflanzen nicht beobachtete.

Wie bei Myriophyllum, war das Sprossende ein schlankes. Die Achse besitzt fast nur Längenwachstum. Eine Verschiebung der Achselknospe gegen das Stützblatt fehlt, diese bleibt an der Mutterachse inserirt.

#### 4. *Ranunculus aquatilis* L.

Die Sprossanlage vollzog sich in allen von mir untersuchten Fällen nur an dem Vegetationspunkt. Dessen Scheitel war zu bestimmten Zeiten etwas abgeflacht (Fig. 5, Taf. XXII), was auf Verlangsamung oder gar Stillstand des Längenwachstums hindeutet. Unter der Scheitelspitze sind höckerförmige Auswüchse vorhanden. Die quantitativ hervortretenderen (bei 1) dürfen als Sprossanlagen — wie es schien, vegetative — betrachtet werden. Nicht über jedem Blatt entsteht ein Spross. Zudem wird der Zahl nach hierbei fast immer die eine Seite der Achse bevorzugt.

Neben abgeflachten, terminalen Vegetationspunkten treffen wir auch zugespitzte (Fig. 6, Taf. XXII), eine Form, die auf Wiederaufnahme oder Beschleunigung des Längenwachstums schliessen

---

1) Vergl. auch Schumann, Morphologische Studien, 1892, p. 121 ff.

lässt. Der Achse selbst wird ein neues Stück aufgesetzt und hierdurch Platz für die alsbald auftretenden neuen seitlichen Bildungen geschafft.

In Bezug auf die Sprosse ist zu bemerken, dass sie in ihrer Entwicklung zwar rasch, unter sich indessen auch hier insofern ungleichmässig vorschreiten, als jüngere in dieser Hinsicht die geförderten, ältere die zurückgebliebenen sein können. Sehr bald treten die Seitenachsen ihrerseits in die Verzweigung ein, die sich, von floralen Anlagen abgesehen, wieder, wie oben beschrieben wurde, vollzieht (Fig. 7, Taf. XXII).

Haupt- wie Nebenachse — letztere allerdings gewöhnlich erst später — zeigen häufig die schon erwähnten Wachstumsablenkungen. Ob diese in Beziehung zu Verzweigungsvorgängen stehen, lässt sich nicht klar übersehen. Die gegenseitigen Stellungsverhältnisse der beiderseitigen Vegetationspunkte gestatten keine sichere Entscheidung dieser Frage.

Was die Blattanlagen angeht, so fällt es auf, dass sie gegenüber denjenigen des Sprossscheitels der Landpflanzen in ihrer Entwicklung recht langsam voranschreiten (Fig. 2—7, Taf. XXII). Die Knospe ist damit eine verhältnissmässig lose. Meist nur wenige, tief an der Achse inserirte Blätter umschliessen den Vegetationspunkt, der ziemlich frei in der losen Knospe liegt.

Auch die secundären Achsen sind besonders in frühen Entwicklungsstadien nur wenig gedeckt. Die zugehörigen Stützblätter bleiben im Wachsthum oft so zurück (bei c Fig. 5, Taf. XXII), dass es den Anschein hat, als entstünden sie an dem secundären Spross. Thatsächlich liess sich eine derartige Entstehungsweise nie mit Sicherheit feststellen. Der Vorgang scheint der zu sein, dass mit dem Voraneilen des Längenwachsthums dieses Sprosses der zugehörige, an der Mutterachse entstandene Blatthöcker an oder auf die Sprossbasis rückt. Derartige Verschiebungsvorgänge stehen denjenigen gegenüber, die wir bei den Landpflanzen in Bezug auf den Achsel spross selbst kennen gelernt haben.

Auffällig ist das sich in dem Gesagten schon ausdrückende Zurücktreten der Schutzvorrichtungen für den terminalen sowohl, wie den seitlichen Vegetationspunkt bei den untergetauchten Wasserpflanzen. Aufschluss hierüber geben vielleicht die abweichenden biologischen Verhältnisse. In Wasser, als dem umgebenden Medium,

dürften die für die Neubildungen vor Allem in Betracht kommenden Vegetationspunkte äusseren Einflüssen gegenüber an sich schon geschützter sein, als in Luft. Eine nur lose abgeschlossene Knospe könnte deshalb genügen. Eine frühzeitige Deckung des Achselsprosses durch ein Stützblatt wäre kein Bedürfniss mehr, womit die Entwicklung derartiger Sprosse derjenigen der zugehörigen Blätter voraneilen und die Anlage schon am Vegetationspunkte erfolgen kann.

Hier darf allerdings nicht ausser Acht gelassen werden, dass immerhin nur verhältnissmässig wenige Wasserpflanzen auf diese Verhältnisse geprüft wurden, das Untersuchungsmaterial somit vielleicht für die Entscheidung der Frage, ob derartige Unterschiede allgemeine sind, nicht ausreicht.

### Zusammenfassung.

Auf Grund der Ergebnisse obiger Untersuchungen haben wir zunächst im Anschluss an die Dichotomie einen Verzweigungsmodus zu unterscheiden, bei dem der primäre Vegetationspunkt durch Furchung in zwei allerdings nicht ganz gleich grosse Parcellen zerfällt. Die grössere wird zum Hauptspross der Blüthen, die kleinere kann sich zu einer mehr seitlichen Blüthe entwickeln oder zu zweien solchen, nachdem sich zuvor der Theilungsvorgang, wie wir bei *Impatiens Balsamina* gesehen haben, wiederholt hat.

Mit dem quantitativen Zurücktreten der einen Hälfte des terminalen Theilungsproductes nähern wir uns der normalen lateralen Verzweigung am Vegetationspunkt. Diese ist in den floralen Regionen allgemeiner verbreitet, in der vegetativen dagegen selten. Hier kommt sie vor bei Wasserpflanzen, ferner bei Keimlingen ein- und wohl auch mehrjähriger Gewächse. Was die Letzteren angeht, so waren in der ersten Keimungsphase einige, wie es scheint, mehr ausnahmsweise Fälle zu verzeichnen, in denen die Verzweigung nahe dem Scheitel des Muttersprosses erfolgt. Es handelt sich indessen nur um vereinzelte Achselsprosse, die bei der fürs Erste wichtigeren, blattbildenden Thätigkeit des Vegetationspunktes bald an tiefere Stelle der Mutterachse zu liegen kommen. Während der zweiten Keimungsphase, derjenigen, in der die Pflanze ihren Grund-

zügen nach in der Knospe angelegt wird, entstehen, von den Einzelsprossen nach oben fortschreitend, zahlreiche Achselsprosse nach dem zunächst zu betrachtenden Typus. Der hier in Frage Kommende wird höchstens dann wieder beobachtet, wenn der terminale Vegetationspunkt seine blattbildende Thätigkeit dauernd oder zeitweilig einstellt.

Letzteres trifft auch zu für die Stauden, in deren Endknospen schon früh der oberirdische Pflanzenkörper der Anlage nach vorhanden ist, der Vegetationspunkt seine diesbezügliche Thätigkeit somit bald aufgeben und unter Umständen sogar ganz absterben kann. Bevor dies geschieht, bildet sich dann nicht selten der eine oder andere Spross nahe dem Vegetationspunkt.

Dass ein derartiger Vorgang die Ausnahme und nicht die Regel ist, zeigt sich besonders deutlich an den schlingenden und kletternden Pflanzen, die unter so bedeutendem Längenwachsthum eine grosse Zahl von Blättern und auch Sprossen herstellen. Bei den Bäumen und Sträuchern endlich kommen in Bezug auf die uns hier beschäftigende Verzweigungsform nur die Knospenzuwächse des laufenden Jahres, die meist nicht bedeutend sind, in Betracht. Mit deren Abschluss kann dann auch der terminale Vegetationspunkt zur Herstellung des einen oder anderen Sprosses benutzt werden.

Die Fälle, in denen die Verzweigung an tieferer Stelle der Mutterachse, ohne directe Betheiligung des Vegetationspunktes, stattfindet, sind hiermit im Grossen und Ganzen schon bezeichnet. Fast alle Achselsprosse der Bäume und Sträucher — Uebergänge zu der Verzweigung am Vegetationspunkt zugestanden — entstehen aus isolirten Complexen embryonalen Gewebes, die sich vom Vegetationspunkt nur noch ableiten lassen. Die Sprossanlage erfolgt sogar zumeist schon an histologisch differenzirten oder in der Differenzirung begriffenen Pflanzentheilen, die bereits der vorjährigen Thätigkeit des Vegetationspunktes ihr Entstehen verdanken.

Umgekehrt kommen für die schlingenden und kletternden Pflanzen für eine derartige Sprossbildung vor Allem die so bedeutenden jährlichen Zuwächse in Betracht, und ähnlich ist es bei den Stauden und Einjährigen in einem dem zurücktretenden Längenwachsthum entsprechenden Verhältniss.

Der bis jetzt betrachteten Sprossbildung, der additiven, wie sie genannt werden soll, weil sie schon vorhandenen Sprossen ähn-

liche in progressiver Folge zugesellt, worauf die normale, die Architectur der Pflanze bedingende Gliederung beruht, steht die adventive mehr aushülfsweise gegenüber, bei welcher das zur Neuanlage nöthige embryonale Gewebe vollständig aus schon Differenzirtem wieder hergestellt, also ein Rückbildungsprocess eingeleitet werden muss.

Eine besondere Stellung unter den Additivsprossen kommt den zu einer Gruppe vereinten accessorischen Sprossen zu. Der sonst für eine derartige Bildung ausreichende Complex embryonalen Gewebes zerfällt unter räumlicher Vergrösserung in Partialcomplexe und erst sie treten in die Sprossbildung ein. Ist diese, wie wir bei *Aristolochia Sipho* gesehen haben, als Schwesterbildung zu bezeichnen, so lässt sich andererseits doch nicht verkennen, dass der Uebergang zu einer secundären Verzweigung nahe liegt. Eine solche würde ausgesprochener in den oben erwähnten ähnlichen Fällen der Furchung des Vegetationspunktes, dann dessen lateraler Verzweigung und typisch endlich in der normalen Gliederung der Sprosse hervortreten.

Die in dem einleitenden Capitel aufgeworfene Frage, ob die Sprossbildung überhaupt noch als an dem Vegetationspunkt vor sich gehend betrachtet werden darf, erledigt sich nach dem schon Gesagten von selbst. Die Verzweigung eines Stammes steht in grösserer Uebereinstimmung mit derjenigen der Wurzel, als sich das nach den seitherigen Untersuchungen annehmen liess.

Auch die Frage nach Zeit und Ort des Entstehens seitlicher Glieder ist im Grossen und Ganzen bereits beantwortet. Die Hofmeister'sche Dignitätstheorie<sup>1)</sup>, nach der die seitlichen Organe, ihrem morphologischen Werth entsprechend, am Vegetationspunkt hervortreten, kann, wie schon im Eingang erwähnt wurde, als beseitigt gelten. Die Pringsheim'sche Auffassung<sup>2)</sup> — die Sprossanlage ist schon vorhanden, bevor das nächst höhere Blatt am Vegetationspunkt erscheint — trifft mit vereinzelten Ausnahmen für die Wasserpflanzen zu, auf deren Beobachtung sie ja auch beruht, ferner für einen Theil der floralen Sprossung, bei der die Theilung

---

1) Hofmeister, Allgemeine Morphologie, 1868, p. 411.

2) Man vergleiche hier wie für die Folge die literarischen Angaben der Einleitung.

der Achsenspitze oft mit einer an Dichotomie erinnernden Schärfe auftritt, und endlich für Einzelfälle in der vegetativen Region.

Dass in der letzteren die Entstehung der Sprosse an tieferer Stelle der Mutterachse die Regel ist, darauf weisen schon die Angaben von Schacht, Sachs und Warming hin. Die Bestätigung einer derartigen Auffassung auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen war nothwendig, weil Einzelbilder des Sprossscheitels, wie schon Sachs andeutet, für die Entscheidung der Frage nicht ausschlaggebend sind. Wenn die Blattbildung am Vegetationspunkt aufhören sollte, so könnten die jüngsten Achselsprosse, über den jüngsten Blättern stehend, beobachtet werden. Wir haben nun gesehen, dass thatsächlich für Einzelfälle es zutrifft, dass mit Einstellung der Blattbildung die Sprossanlage bis zum Scheitel vorschreitet, ferner dass, worauf bis jetzt zu wenig Werth gelegt wurde, Blatt und Spross ihrer Entstehung nach viel mehr auseinander gehalten werden müssen, als dies seither geschah. Gelegentlich der Beobachtung der vegetativen Knospen der Bäume und Sträucher stellte sich heraus, dass der Vegetationspunkt oft in einem Jahr ausschliesslich Blätter anlegt, während erst im nächsten die zugehörigen Achselsprosse nachfolgen. Bei den Keimpflanzen war während der ersten Wachstumsphase eine Bevorzugung der Blattbildung nicht zu verkennen, und auch im ferneren Verlauf der Entwicklung zeigte sich so ziemlich bei allen der in vorstehenden Untersuchungen berücksichtigten Pflanzen eine mehr oder minder ausgesprochene Neigung zu einer derartigen Periodicität der Anlage von Blättern und Sprossen.

Bereits nach Schacht entsteht die Achselknospe „aus dem fortbildungsfähigen Gewebe, welches an der Basis des Blattstiels liegt“. Diese knapp gehaltene, der entwicklungsgeschichtlichen Begründung entbehrende Angabe beruht wahrscheinlich auf der Beobachtung schon vorgeschrittener, gegen den Blattgrund verschobener Knospenanlagen, sie gerieth in dem Bestreben, derartige Bildungen aus dem Vegetationspunkt hervorgehen zu lassen, in Vergessenheit. Nichtsdestoweniger deuten die wenigen Worte schon auf den für die Mehrzahl der Fälle richtigen Sachverhalt hin, den der Entstehung der fraglichen Bildungen aus von dem Vegetationspunkt bis zu gewissem Grade unabhängigen Complexen embryonalen Gewebes. Die letzteren können, noch bevor sie in die zu den Neubildungen führen-

den Theilungen eintreten, durch Färbung mit Alaun-Karmin, die hier allerdings nicht immer haltbar ist, hervorgehoben werden. An Sommer- und Winterknospen — letztere wurden Ende December untersucht — zeigte sich die Zugehörigkeit der Complexe zu der jungen Achse. Sie lagen dicht über der Insertionsstelle ihrer Stützblätter. Dies ist von Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage über die gegenseitigen Beziehungen von Blatt und Spross.

Famintzin kommt auf Grund der Untersuchung allerdings von vegetativen Sprossen zu der Ansicht, dass hier genetische Beziehungen im Pflanzenreiche nirgends vorhanden sind. Andererseits tritt Warming unter vorzugsweiser Berücksichtigung der floralen Region für dieselben ein. Blatt und Achselknospe seien fast immer am Grunde verbunden und heben sich daher auch äusserlich als Doppelorgan hervor. Die durch die secundäre Entwicklung oft bedeutend erhöhte Verwachsung zeige sich schon beim Entstehen der zusammengehörigen Organe, sei es nun bei Inflorescenzen mit kleinen, am Grunde der Knospen auftretenden Deckblättern, sei es bei Knospen, welche nach ihren Blättern und auf deren innerer Basis zum Vorschein kommen. Es wird die Hypothese aufgestellt, dass beide Glieder des Pflanzenkörpers vielleicht als Differenzirungen eines gemeinsamen Grundorgans zu verschiedener Arbeit aufzufassen sind.

Zu Gunsten einer derartigen Ansicht lässt sich Manches anführen. Neben denjenigen Fällen floraler Verzweigung, in denen das Blatt auf dem Spross steht, kommt hier vor Allem in Betracht, dass sich die vegetative Knospe aus dem Blattgrund erheben kann. Legt man indessen nicht vereinzelte Entwicklungsstadien, sondern die gesammten entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge der Sprossspitze der Entscheidung der Frage zu Grunde, so führt dies zu einer anderen Auffassung.

Schon die erwähnte Periodicität der Anlage von Spross und Blatt spricht gegen die genetische Zusammengehörigkeit beider. Das Gleiche ist der Fall, berücksichtigt man die zunächst ausschliesslich Blätter erzeugenden Achsen (Winter- und Sommerknospen von *Syringa*) mit ihren durch Färbung hervorzuhebenden, später in die Herstellung der Achselsprosse eintretenden Complexen embryonalen Gewebes. Letztere gehören, wie wir sahen, augenscheinlich zu der jungen Achse. Dass diese für die Blätter wie für die Sprosse das Mutterorgan ist, zeigt sich auch an denjenigen Pflanzen, bei denen, wie bei Gle-



mitschia u. A., die Sprosse auch in späteren Entwicklungsstadien an der sie erzeugenden Achse inserirt bleiben.

Beobachtet man vegetative Knospen auf dem Blattgrund, so lässt sich oft direct nachweisen, dass diese Stellung durch Verschiebung zu Stande gekommen ist. Diese geschieht einerseits unter beschleunigtem Dickenwachsthum des nächst tieferen Internodiums, andererseits durch ähnliche Wachsthumsvorgänge eines die Achse und das Stützblatt verbindenden Gewebepolsters. Die Knospenanlage rückt von der primären Achse in den Blattwinkel. Geht die Verschiebung noch weiter und gewissermassen über ihr Ziel hinaus, so liegt, wie wir bei den mit dem Scheitel gegen die Mutterachse gerichteten, später wieder rückläufig verschobenen Knospen gesehen haben, die Knospenbasis so ziemlich in gleicher Ebene mit der Innenfläche des Blattes. Es hat den Anschein, als stehe die Neubildung auf dem Blatte selbst, dem sie entwicklungsgeschichtlich keineswegs angehört.

Wie eine derartig entstehende Knospe, können aber auch zunächst noch unthätige Complexe embryonalen Gewebes verschoben werden. Treten sie erst dann in die Neubildung ein, wenn die Verschiebung schon stattgefunden hat, so haben wir den oben angeführten, im Warming'schen Sinne deutbaren Fall. In Uebereinstimmung mit der Entwicklungsgeschichte der früher entstehenden Knospen, wie der Sprossspitze überhaupt, möchte ich indessen die Herkunft der fraglichen Complexe und nicht den Zeitpunkt ihres Eintrittes in die Neubildungen als das entscheidende Moment ansehen.

Für die florale Region wäre zu berücksichtigen, dass die Anlage von Deckblättern am Grunde der entstehenden Knospen möglicher Weise eine scheinbare ist. Einige Anhaltspunkte hierfür bieten vielleicht die Entwicklungsvorgänge am Scheitel von *Ranunculus aquatilis*. Diese sprechen dafür, dass Blatt und Spross an einem gemeinsamen Mutterorgan entstehen. Da indessen hier die Blattanlage nur langsam, der Spross dagegen rasch in der Entwicklung voranschreitet, so ist es erklärlich, dass erstere in den regeren Theilungsheerd hineingezogen wird und auf die räumlich vorgeschrittenere Bildung rückt.

Es macht mir daher den Eindruck, als sei das örtliche Zusammentreten von Blatt und Spross keine im obigen Sinne genetische Erscheinung, womit die Warming'sche Hypothese vielleicht besser

die umgekehrte Fassung erhält und zwar unter Berücksichtigung der Function der Blätter gegenüber ihrer Knospen.

Dass diese im Entstehungsstadium des Schutzes in hohem Maasse bedürfen, steht wohl ausser Frage und ebenso, dass ein solcher durch die zugehörigen Blätter, die, wenn sie vegetative sind, diese Aufgabe als Nebenfunction übernehmen, gewährt werden kann. Beide Glieder des Pflanzenkörpers dürften als selbstständige und in Einzelfällen örtlich auch so auftretende zu betrachten sein, ihre diesbezügliche, oft von Verwachsungen begleitete Vereinigung — also die axilläre Verzweigung — wäre in dem Vortheile, welcher den vor Allem zu schützenden Sprossen hierdurch gesichert ist, begründet.

In dieser Hinsicht werden gerade die vegetativen Sprosse als die Erzeuger und Träger fernerer solcher sowie schliesslich auch der Blüthen, die für die Pflanze jedenfalls wichtigsten sein, deren Schädigung von weitaus mehr Bedeutung ist, als etwa diejenige des einen oder anderen Stützblattes. Letzteres kann also, wie das in der vegetativen Region fast durchgängig geschieht, mehr exponirt und in der Entwicklung vorangeschickt werden. Wo, wie zum Theil in der floralen Region, das umgekehrte Verhältniss hervortritt, liegt die Deutung nahe, dass die Blüthen bei der meist raschen Durchführung ihres Entwicklungsganges des Schutzes nicht in gleicher Weise bedürfen. Zudem ist die Gefährdung des einen oder anderen Blüthensprosses für die Pflanze nicht von der Bedeutung, wie diejenige einer vegetativen Knospe. Als des Schutzes weniger bedürftig können auch die submersen Wasserpflanzen, bei denen das umgebende Medium diese Rolle bis zu gewissem Grade übernimmt, bezeichnet werden. In der That finden wir hier eine lose Endknospe sowie ein Voraneilen der Sprosse vor den zugehörigen Blättern.\*

Dass den Laubblättern als Nebenfunction diejenige schützender Organe zufällt, ergibt aber auch die Beobachtung weiterer entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge. Ziemlich allgemein bleiben, wie sich das an medianen Längsschnitten am Deutlichsten zeigt, die jungen Blätter an den der anzulegenden Knospe benachbarten Theilen im Dickenwachsthum zurück, während über dieser befindliche sich entweder unter Anlage an die nächst höheren Blätter mehr gleichmässig verdicken oder hier Auswüchse herstellen, die als helmförmige Bildungen die Knospe überragen oder sie, indem sie bis zur Mutter-

achse wachsen, auch wohl vollständig abschliessen. Randpartien des Stützblattes gehen ferner nicht selten gegen die Mutterachse derart vor, dass ein seitlicher Verschluss erzielt wird, ein solcher im Verein mit einem totalen Abschluss der Achselhöhle nach oben oder mit einem hier nur partiellen. Letzterem Fall begegnen wir bei accessorischen Sprossen, von denen ein Theil noch in dem laufenden Jahr zur Entwicklung gebracht werden soll, ein Totalverschluss somit hinderlich wäre (*Aristolochia Siphon*). Bei den ähnlichen Sprossen von *Gleditschia* dagegen wurde, den serialen Hauptspross ausgenommen, der sofort ausgebildet wird, ein Totalverschluss hergestellt.

Auch Theile der Mutterachse sind nicht selten direct an der Herstellung der Achselhöhle betheilig. Unter localem Zurückbleiben im Dickenwachsthum entsteht dann eine Nische, in der sich der junge Spross zur Hälfte birgt. Zur andern befindet er sich dann meist unter dem Schutze der helmförmigen Bildung des Stützblattes (*Lonicera Periclymenum*).

In allen diesen Fällen wird die Herstellung und besonders die Verbreiterung der Achselhöhle durch das Wachsthum des nächst tieferen Internodiums begünstigt und meist auch durch dasjenige eines dieses mit dem Blatte verbindenden Gewebepolsters.

Neben den Stützblättern fungiren aber auch die seitens der Achselsprosse alsbald herzustellenden Blätter als Schutzorgane, hier speciell des zarten Scheitels der Neubildungen. Eine solche ist bei *Syringa* zuerst wenig mehr als ein elliptisches, lateral orientirtes, in den Blattwinkel noch kaum hervorragendes Podium, auf dem sich sofort lateral die beiden ersten Blätter erheben. Der zarte Scheitel der Neubildung, der von vorn und hinten durch Stützblatt und Mutterachse geschützt war, ist es jetzt auch von den zuvor mehr freien Seiten aus. Bei *Aristolochia*, deren Serialsprosse in einer seitlich bald geschlossenen, oben zum Theil offenen und sich hier unter Abrücken des Stützblattes nach und nach erweiternden Höhle liegen, beginnt der seriale Hauptspross mit der Anlage eines hinteren recht grossen Blattes. Er schliesst hier provisorisch die Höhle, ein Abschluss, der mit dem Hervortreten aus der letzteren dem inzwischen entstandenen Blatt des nächst älteren Serialsprosses zufällt. Es liegt somit nahe, den Ort des Entstehens dieser Blätter in Beziehung zu einer derartigen Function zu bringen.

Bekanntlich nimmt Schwendener<sup>1)</sup> an, dass die organbildende Thätigkeit am Scheitel unterbleibt, sobald in Folge des Contactes auf diesen ein gewisser Druck ausgeübt wird. Eine zwischen Mutterstrahl und Blatt eingekeilte Achselknospe, welche rechts und links frei, oder doch jedenfalls weniger gedrückt sei als vorn und hinten, lege voraussichtlich die ersten Blätter lateral an.

Derartige Voraussetzungen treffen nun nicht überall zu. Zunächst wäre zu bemerken, dass Drucke der genannten Art durch actives Wachsthum eines unter der jungen Knospe befindlichen, die Mutterachse mit dem Stützblatt verbindenden Gewebepolsters, oder auch des tieferen Internodiums aufgehoben werden können. Derartige Wachsthumsvorgänge sind, wie die Verschiebung der Knospen gegen und scheinbar sogar auf das Blatt zeigt, unter Umständen recht lebhaft. Ferner muss der Entstehungsmodus des Sprosses berücksichtigt werden. Ist dieser zur Zeit der Anlage der lateralen Blätter wenig mehr als ein kaum in der Blattachsel hervorragendes Podium, so würden sich in ihm Drucke ziemlich gleichmässig vertheilen, eine laterale Blattenstehung somit kaum begünstigen. Aber auch da, wo die Neubildung als nackter Höcker in der Blattachsel beobachtet wird, wäre entwicklungsgeschichtlich festzustellen, ob und wie lange ein in der Richtung der Mediane sich zeigender Contact vorhanden ist, und ob zu einem solchen das zeitliche Auftreten der in Frage kommenden Blätter sich in Beziehung bringen lässt.

Entwickeln sich, wie das verhältnissmässig selten ist, die Sprosse aus dem Vegetationspunkt — dessen Definition wurde an anderer Stelle gegeben — so bestehen histologisch keine principiellen Unterschiede zwischen ihnen und den hier regelmässig zur Anlage kommenden Blättern. Anders verhält es sich, geht, wie das zu meist der Fall war, der Spross aus einem mehr oder minder isolirten Complex embryonalen Gewebes hervor. Die Neubildung macht dann insofern den Eindruck einer combinirten, als sie sich einerseits aus dem in Frage kommenden Complex, andererseits aber auch aus schon mehr oder minder differenzirtem Gewebe aufbaut, das unter Einfluss des ersteren in den Neubildungsheerd successiv hineingezogen und dementsprechend wieder in ein embryonales Gewebe zurückgeführt wird. Für die Adventivsprosse — ruhende

---

1) Schwendener, *Mechanische Theorie der Blattstellung*, 1878, p. 98.

Knospen oder schlafende Augen gehören nicht hierher, sondern vor Allem die Zwecken der ungeschlechtlichen Vermehrung dienenden derartigen Bildungen — können wir, wie es scheint, noch einen Schritt weiter gehen, und annehmen, dass das für sie in Betracht kommende embryonale Gewebe vollständig aus schon differenzirtem hergestellt werden muss. Hierzu dürfte unter gewissen Voraussetzungen jedes mit Zellkernen und dem von ihnen beherrschten Plasma versehene Gewebe befähigt sein.

Nach Schumann<sup>1)</sup> ist das Primordium des Laub-, wie des Blüthensprosses im Querschnitt elliptisch. Fast ohne Ausnahme entstehen an den Enden der langen Axe zwei Blätter. Je nachdem die Hauptachse ein distiches oder spiralisches Blattsystem hat, treten diese Blätter simultan oder succedan auf.

Dehnt sich das Primord alsdann in radialer Richtung (Ellipse um 180° gedreht), so entsteht die decussirte Blattfolge. Sprosse mit spiralischen Blattsystemen dagegen zeigen eine Transformation ihres transversal gestreckten Primords, unter Dehnung nach vorn (kreisförmiger Querschnitt), oder in axoskopischer Richtung, oder aber, es erhebt sich allmählich die vordere Stirnkante (dreikantiges Primord). Im ersten und dritten Fall werden die zwei Primärblätter nach hinten, im zweiten nach vorn zusammengeschoben. Bei den Laubsprossen setzt sich alsdann das System mit complicirten Divergenzen, die sich allmählich dem Grenzwert der Hauptreihe nähern, fort.

Aus diesen mit meinen Untersuchungen übereinstimmenden Angaben ergibt sich bereits, dass zwischen Pflanzen mit decussirten Blättern und wahrscheinlich Quirlstellung überhaupt und solchen mit spiralischen, tiefer gehende Unterschiede bestehen<sup>2)</sup>. Diese möchte ich auf Grund der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit noch etwas mehr hervorheben.

Was zunächst den terminalen Vegetationspunkt anlangt, so sahen wir, dass bei Pflanzen mit decussirten Blättern die flache Form sehr verbreitet ist. Zwischen einem Blattpaar vergrößert sich die Scheitelfläche (Beginn der Herstellung der Ellipsoidkappe). Ziem-

1) Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss, 1890, p. 501.

2) Auch für die Blüthe kommt Schumann, wie aus dessen Behandlung der zweiten These (p. 472 ff.) hervorgeht, zu dem Schlusse, dass Quirl- und spiralische Systeme entwicklungsgeschichtlich verschieden sind.

lich nahe der Scheitelspitze und senkrecht hervorwachsend, entsteht an den Enden der grossen Axe ein neues Blattpaar, und unter ihm wird durch an anderer Stelle beschriebene Wachsthumsvorgänge ein neues Internodium früh und in ausgeprägter Form zur Anlage gebracht. Letzteres unterbleibt bei der Herstellung der Winterknospe. Hier vergrössern sich die gestauchten Internodien erst im nächsten Frühjahr.

Pflanzen mit spiraligen Blattsystemen besaßen einen mehr oder minder hohen kegelförmigen Vegetationspunkt. Dieser bleibt auch während der Anlage der hier lateralen Blätter bestehen. Die internodiale Differenzirung tritt zurück, sie erfolgt im Wesentlichen erst mit dem Austritt der Glieder aus der Knospe.

Uebergänge von einem Typus zum anderen betreffen die erstgenannten Pflanzen. Die Scheitelfläche macht dann mehr und mehr der Kegelform Platz. Die Blattpaare entstehen dann mehr seitlich, sie ziehen indessen von dem zwischen ihnen befindlichen, an sich schon nicht hohen Kegel, Theile in ihren Bildungsheerd hinein, so dass zu gewissen Stadien der Kegel sehr reducirt und das Blattpaar seinem Scheitel sehr nahe gerückt ist.

Die Achselsprosse sind bei Pflanzen mit decussirten Blättern (*Syringa*) zuerst wenig mehr als kaum in die Achselhöhle hineinragende, mit der Herstellung lateraler Blätter alsbald beginnende Primordien. Die flache Form des terminalen Vegetationspunktes kehrt somit in der Neubildung wieder.

Pflanzen mit Uebergängen zur Kegelform zeigen einen dementsprechenden Achselspross. Wo endlich, wie bei Gewächsen mit spiraligen Blattsystemen der Vegetationspunkt als ausgesprochener Kegel hervortritt (*Berberis vulgaris*), da erscheint auch der Seitenspross als hohe Ellipsoidkappe mit alsbald kreisförmigem Querschnitt. Die Blattanlage zieht sich hier meist etwas hinaus.

In allen diesen Fällen liess sich zwar während der ersten Anlage des secundären Vegetationspunktes eine gewisse Unsicherheit in den Bildungsvorgängen nicht verkennen. Sehr bald schien diese aber überwunden. Der neue Vegetationspunkt wurde zu einer recht genauen Copie des primären. Dies gilt sogar meist hinsichtlich der minutiösen Formunterschiede, die fast jeder Species eigen zu sein pflegen. Hierunter sind gewisse sich auf den Verlauf der Umgrenzungscurve, auf locale Abflachungen etc., sowie den Ort und die

Art der Blattanlage beziehende, man könnte sagen physiognomische Eigenheiten zu verstehen, die sich in Worten schwer ausdrücken lassen, dem Beschauer aber bei eingehendem Studium des Objectes leicht einprägen und als auf der Species eigenthümlichen Wachsthumsvorgängen beruhend, bezeichnet werden können.

Schumann<sup>1)</sup> nimmt an, dass die oben erwähnte Transformation des Vegetationspunktes die Ursache der Decussation ist und nicht umgekehrt die Entstehung der Blätter die Ausgestaltung des Vegetationspunktes bedingt, ferner, dass durch die Transformation in successiv zwei aufeinander senkrechten Richtungen erst der Platz geschafft wird für die betreffenden Phyllompaare. Beide Vorgänge greifen, wie wir bei der Verbreiterung der Scheitelfläche und dem Auftreten der Blatthöcker von *Syringa* gesehen haben, in einander ein. Lässt sich zwischen dem Eintreten in die erste und zweite Erscheinung, also die Transformation einer- und die Blattanlage andererseits, auch eine Zeitdifferenz feststellen, so ist doch die Durchführung eine gemeinsame.

Ein Causalverhältniss zwischen beiden Vorgängen darf wohl mit Sicherheit angenommen werden. Fraglich ist es allerdings, ob man als „Ursache“ der Decussation eine äusserlich gekennzeichnete Entwicklungsphase aus der Reihe der Gestaltungsvorgänge am Sprossscheitel bezeichnen und dieserhalb nicht besser auf innere Wachsthumsvorgänge, als deren Ausdruck ja die äussere Form betrachtet werden kann, zurückgreifen soll, also auf eine Wachsthumstendenz auf Grund specifischer Eigenschaften der Substanz des Vegetationspunktes im Allgemeinen oder der Energiden, also des vom Zellkern beherrschten Plasmas im Besonderen.

Nach Schumann<sup>2)</sup> wird ferner jeder Winkel, welcher zwischen zwei älteren Körpern sich aufgethan hat, auf das Engste und Knappste von jüngeren Gebilden ausgefüllt. Vergrössern sich die Winkel, so werden die Lücken im Moment der Bildung wieder von den Neuanlagen in Anspruch genommen. Die Gestalt eines Primordiums sei von dem Raum zwischen Tragblatt und Achse abhängig. Man könne davon sprechen, dass sich der Vegetationskegel wie eine halbplastische Masse verhält, die alle Ecken ausgiesst. In diesen

---

1) Schumann, *Morphologische Studien*, 1892, p. VII.

2) Schumann, *Blüthenanschluss etc.*, p. 500.

Angaben ist die Wachsthumstendenz der Substanz der Sprossspitze, die, wie die bei spiraligen und decussirten Blattsystemen unterschiedlichen, für den betreffenden Fall sich aber in ganz bestimmter Folge vollziehenden Gestaltungsvorgänge am Sprossscheitel und ebenso die Wiederkehr dieser, sowie an sich unbedeutender Formeigenheiten des primären Vegetationspunktes am secundären lehren, doch wohl erblicher Natur sein muss, allzusehr zu Gunsten einer rein mechanischen Erklärung in den Hintergrund geschoben. Die Hauptsache eines Gusses ist, um bei dem gewählten Bild zu bleiben, die Form. Deren Herstellung würde der Nachbarschaft, also den Blättern und Theilen der Mutterachse, zufallen. Diese müssen, wenn das Product, was doch nicht anzunehmen ist, total willkürlich ausfallen soll, in Wachsthumsvorgänge eintreten, die man sich schwerlich anders als specifische, erblich fixirte vorstellen kann. Nimmt man solche aber überhaupt erst einmal an, so liegt es doch näher, mit ihnen das entstehende Gebilde auszustatten. Zudem möchte ich hier den Schumann'schen, bereits citirten Satz, dass durch die Vorgänge der Transformation am Scheitel erst der Platz geschafft wird für die Phyllompaare, auch auf die Achselsprosse ausdehnen.

Nach meinen Erfahrungen geschieht dies in der vegetativen Region auf zweierlei Weise. Entweder die Mutterachse wächst ausgesprochen längs und dann bleiben, wie wir bei den submersen Wasserpflanzen und vereinzelt auch bei den Landpflanzen (Serialsprosse) gesehen haben, die Seitensprosse an der Mutterachse inserirt. In dem zweiten, für die terrestrischen Formen fast durchgehends zutreffenden Fall, wird unter Dickenwachsthum der Mutterachse, speciell einem überwiegenden des unter der betreffenden Sprossanlage befindlichen Internodiums, oder eines dieses mit dem Stützblatte verbindenden Gewebepolsters der Neubildung der für ihre erste Entwicklung nöthige Raum zur Verfügung gestellt. Der in der Anlage begriffene oder schon vorgeschrittene Spross gelangt damit in den Blattwinkel, er steht hier mehr oder weniger vertical — mit seinen vor- oder rückläufigen Verschiebungen haben wir uns hier nicht mehr zu befassen — auf dem tieferen Internodium oder dem genannten Gewebepolster.

Verharrt die axilläre Bildung (Reservesprosse) auf einer früheren Entwicklungsstufe, so bleibt die Achselhöhle auch meist klein. Ein Contact mit der Nachbarschaft ist früh zu beobachten. Um-



gekehrt finden wir bei räumlich anspruchsvollen Achsel sprossen (Inflorescenzen) nicht selten, dass die zur Herstellung der Achselhöhle führenden Wachsthumsvorgänge der Sprossanlage und Ausbildung voraneilen. Erst später, wenn der Spross sich schon individuell zu gestalten vermochte, wird die Höhle ausgefüllt.

Erkennen wir erst die Richtigkeit des Satzes an, dass durch Wachsthumsvorgänge des Mutterorgans oder anschliessender Gewebepolster den seitlichen Bildungen der für ihre individuelle Entwicklung nöthige Raum zur Verfügung gestellt wird, so rücken allenfallsige mechanische Einflüsse in ihrer Bedeutung erst an zweite oder gar dritte Stelle.

In der vegetativen Region — für die florale verhält es sich bei dem quantitativen Hervortreten von Blüten und Blüthentheilen der Achse gegenüber vielleicht anders — spielen speciell im Hinblick auf die Seitensprosse derartige secundäre Einflüsse nach meinen Erfahrungen keine grosse Rolle.

Gelegentlich der Herstellung des Schutzapparates über dem Achsel spross (Helmbildung) kommt es vor, dass der von der Innenseite des Stützblattes austreibende höckerförmige Auswuchs mit dem Scheitel der Sprossanlage in Contact tritt. Meist war dieser, wie die Beibehaltung der gegenseitigen Formverhältnisse zeigt, kein sehr inniger. Andererseits ist aber auch ein festeres Anlegen nicht ganz ausgeschlossen. Als dann wird, was für die grössere Wachsthumsenergie des jungen Sprosses spricht, der Auswuchs zu einer Art Abdruck der Form des letzteren oder genauer genommen, von Theilen eines solchen. Besonders deutlich zeigt sich das dann, wenn der Helm, was sehr bald unter Längenwachsthum tieferer Theile des Stützblattes geschieht, sich von dem entstehenden Spross abhebt (Vergrösserung der Achselhöhle in verticaler Richtung). Der Vergleich mit Achsel sprossen ohne Contact ergab, dass durch derartige Vorgänge die individuellen Formverhältnisse bei keiner der hierauf untersuchten Pflanzen in nennenswerther Weise beeinflusst wurden. Wenn damit auch nicht ausgeschlossen ist, dass in Einzelfällen auch einmal eine derartige Beeinflussung stattfindet, so dürfte eine solche doch als Ausnahme gelten. Aehnlich verhält es sich mit dem gelegentlich des Randwachsthums der jungen Stützblätter (seitlicher Verschluss der Achselhöhle) hier und da auftretenden Contact.

Eine häufig vorkommende Contactform betrifft den vorgeschrittenen, schon mit etwa 6 Blättern versehenen Achselspross. Dieser füllt dann die Achselhöhle, die meist nur für die ersten räumlichen Bedürfnisse des Sprosses eingerichtet ist, aus. Er dürfte bereits genügend erstarkt sein, um jetzt seinerseits einen wirksamen Druck auf die Nachbarschaft ausüben und nöthigenfalls auf diese Weise aus der Höhle austreten zu können. Ein derartiger Vorgang wird übrigens gewöhnlich durch Wachsthumsvorgänge des zugehörigen Blattes unterstützt.

Fälle dieser Art sind nun nicht so ohne Weiteres den erstgenannten gleichzustellen. Hier handelt es sich um die Entlassung der durch eigene Blätter bis zu gewissem Grade geschützten, schon selbstständigen Neubildung aus dem schützenden Verbande mit dem Stützblatt. Dort besteht ein solcher noch, es sind weniger die Grössenverhältnisse des Blattwinkels, also in erster Linie Wachsthumsvorgänge der Mutterachse und des ihr anschliessenden Gewebepolsters, als vielmehr locale, in Bezug auf allenfallsige Druckwirkung dem Spross nachstehende Auswüchse des Stützblattes, welche Anlass zu dem Contact geben. Wir haben es mit den bei Neubildung meist nicht fehlenden Wachsthumsunregelmässigkeiten zu thun, hier speciell mit solchen, welche im Grunde genommen auf einer Verzögerung der Vergrösserung der Achselhöhle dem normal sich entwickelnden Spross gegenüber beruhen.

Von weitaus grösserer Bedeutung würden Unregelmässigkeiten sein, wenn sie, wofür mir bei Achselsprossen allerdings kein ausgesprochener Fall vorliegt, die auf den Blattwinkel sich beziehenden Wachsthumsvorgänge betreffen sollten. Es ist theoretisch durchaus denkbar, dass diese denjenigen des jungen Sprosses gegenüber sich auch einmal verzögern, womit letzterer von der in diesem Falle durchgängig älteren Nachbarschaft mechanisch bis zu gewissem Grade behindert und wohl auch zur Annahme einer Form veranlasst werden könnte, die von der individuellen mehr oder weniger abweicht. Ob derartige Aenderungen dauernde oder, was bei Nachholen der rückständigen Wachsthumsvorgänge leicht möglich wäre, nur vorübergehende sind, hätte die eingehende Untersuchung des Specialfalles zu entscheiden.

In Bezug auf eine solche ist zu bemerken, dass Scheitelansichten und körperliche Bilder überhaupt für die Feststellung

der Contactverhältnisse keineswegs immer ausreichen. Birgt beispielsweise einen Theil des Sprosshöckers eine von der Mutterachse eben angelegte Nische, einen anderen die ähnliche gelegentlich der Herstellung des Helms am Stützblatt zu Stande kommende Bildung, so können Scheitelansichten sowohl über die Form, als über die mehr oder minder freie Stellung des Sprosses täuschen. Es projectirt sich dessen Scheitelfläche im Verein mit dem oberen übergreifenden Ende der Nische oder des Helms, ein optisches Eindringen in tiefere, gerade für die Beurtheilung der räumlichen Verhältnisse wichtige Partien ist häufig nicht möglich. Auch einzelne Querschnitte, welche eine den Nischenabschluss enthaltende Querzone treffen, geben ähnliche Bilder.

Wie bei dem Achselspross, so sind auch an dem Vegetationspunkt partielle Deckungen der runden, elliptischen, im Längsverlauf oft Krümmungen nach oben erfahrenden Primordien unter sich oder stellenweise wohl auch durch Theile der im Dickenwachsthum local zurückbleibenden Mutterachse keine Seltenheiten. Scheitelansichten können somit ebenfalls über die Bedeutung eines Contactes täuschen. Zudem lassen sich an ihnen die gegenseitigen Höhenverhältnisse von Achse und seitlicher Bildung schwer abschätzen, die gerade für die Beurtheilung etwaiger Contacte in ihren Beziehungen zu bestimmten, für fernere Neubildungen in Betracht kommenden Stellen des Mutterorgans nicht selten ausschlaggebend sind.

Längs- und Querschnittserien müssen somit hier ergänzend eintreten. Letztere werden bezüglich der Achselsprosse vorzugsweise deren Verhältniss zu einem von den Rändern des jungen Stützblattes ausgehenden seitlichen Verschluss der Achselhöhle, erstere vor Allem dasjenige zur Mediane dieses Blattes und zu der Mutterachse klarzustellen haben. Beide Serien, welche, da sie eine Anzahl untereinander befindlicher Sprossanlagen treffen, diese somit und ihre Nachbarschaft in successiven Entwicklungsstadien vorführen, gestatten zudem einen Einblick in die den Sprossen zu verschiedenen Zeiten gebotenen Raumverhältnisse. Gerade hierauf kommt es aber in vielen Fällen an. Würde doch ein die Achselhöhle so ziemlich ausfüllender schon mit einer Anzahl Blätter versehener Spross nicht beweisen, dass hier auch früher ein Contact bestanden hat.

An anderer Stelle wurde bereits ausgeführt, dass das Wachsthum der Sprossspitze in so hohem Grade ein entwickelungs-

geschichtliches Ganzes ist, dass ohne Gefährdung des Verständnisses einzelne Glieder nicht wohl herausgegriffen werden dürfen. Die äussere Form lässt sich als Ausdruck der Wachstumsvorgänge der Energiden, also des vom Zellkern beherrschten Plasmas betrachten, Vorgänge, die mit Vermehrung dieser Einheiten eingeleitet werden. Damit ist nicht nur die Form und ihre sich in bestimmter Folge vollziehende Aenderung, sondern auch das Verhalten der Energiden durch directe Beobachtung — inwieweit dies geschehen kann, wurde früher gezeigt — zu verfolgen. Es bedarf bei Lösung der oben aufgeworfenen Fragen auch eines Einblickes in das histologische Gefüge. Besonders wären hier diejenigen Gewebepartien zu berücksichtigen, welche durch ihr Verhalten den seitlichen Bildungen den für ihre Entwicklung nöthigen Raum zur Verfügung stellen können. Schon dieserhalb sind die genannten Schnittserien nicht zu entbehren.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XV. Fig. 1—8. *Syringa vulgaris* L.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Winterknospe. B Basis. Sch, u. „ Schuppenblätter. Darüber Laubblattanlagen. Vergr. 1 : 11.

Fig. 2. Winterknospe quer. 1—4 Laub-, 5—8 Schuppenblätter. Vergr. 1 : 11.

Fig. 3. Vegetationspunkt der Winterknospe bei stärkerer Vergrösserung. 1—4 Laubblattanlagen. Vergr. 1 : 60.

Fig. 4. Beginn der Wachstumsthätigkeit. Streckung der Internodien. Vegetationspunkt (S) noch im Ruhezustand. Vergr. 1 : 11.

Fig. 5. Vegetationspunkt eines ähnlichen Stadiums bei stärkerer Vergrösserung. Vergr. 1 : 60.

Fig. 6. Etwas vorgeschritteperees Entwicklungsstadium. Der Vegetationspunkt beginnt zu wachsen. Axilläre Bildungen sind noch nicht vorhanden. Vergr. 1 : 11.

Fig. 7. Vorgeschrittenerees Stadium. Längen- und Dickenwachsthum der Achse. Zu den aus dem Vorjahr stammenden Laubblattanlagen sind neue hinzutreten. Beginn der Anlage der Achselsprosse in den Blattwinkeln der vorjährigen Blätter (Lbbl). Vergr. 1 : 11.

Fig. 8. Die Knospe steht vor der Entfaltung. 1—4 Laubblätter. Achselsprosse in der Entwicklung begriffen (1—3). Stärkeres Hervortreten der Internodien. Vergr. 1 : 11.

Fig. 3—8. Längsschnitte durch die Mitte der Knospe.

Fig. 9—12. *Viburnum Opulus* L. Mediane Längsschnitte.

Fig. 9. Winterknospe. Ph Phyllostome. S Vegetationspunkt mit zwei Laubblattpaaren, deren äusseres vorgeschrittenes schneckenförmige Einrollung zeigt (d), deren inneres (l), median durchschnittenen zum Theil den Scheitel des Vegetationspunktes (S) deckt. Vergr. 1 : 16.

Fig. 10. Deckung des letzteren durch den Blattanswuchs A. Stärkere Vergrößerung. Vergr. 1 : 60.

Fig. 11. Beginn der Wachstumsthätigkeit. Unter S ein neues Laubblattpaar in der Anlage begriffen. Achselsprosse sind noch nicht vorhanden. Vergr. 1 : 16.

Fig. 12. Winterknospe vor der Entfaltung. Die Entwicklung der aus dem Vorjahr stammenden Laubblätter macht Fortschritte und ebenso die der diesjährigen. Achselsprosse treten erst später, während und nach der Entfaltung der Knospe auf. In letzterem Falle betrifft dies die jugendlichen, noch in der Knospelage befindlichen Blätter. Vergr. 1 : 16.

## Tafel XVI.

Fig. 1—12. *Syringa vulgaris* L. Bau des Vegetationspunktes, Wachstum. Mediane Längsschnitte und Längsschnittskizzen.

Fig. 1. Verbreiterungsphase der Scheitelfläche des Vegetationspunktes (a—b). Bl die jüngsten Blätter. 1 u. 2 subepidermale Lagen und ihre Theilungsproducte. M junges Mark. Pr Procambium. i—i<sub>n</sub>, Interfoliartheil, schon ziemlich ausgebildet. Davon i—i<sub>n</sub> in die Herstellung eines Achselsprosses eingetreten. Bl, zugehöriges Stützblatt. Vergr. 1 : 260.

Fig. 2. Anschliessendes Stadium. Hervorwölben der Scheitelfläche (a—b). Vergr. 1 : 260.

Fig. 3. Fortsetzung. Beginn der Bildung eines neuen Internodiums. Vergr. 1 : 260.

Fig. 4. An der Scheitelfläche zwei Wachstumscentren (v u. v<sub>n</sub>), die neuen Blattanlagen. Der Scheitelpunkt S bleibt im Wachstum zurück. Theilungen subepidermaler Lagen (1 u. 2) unter v v<sub>n</sub>. An dem älteren Internodium (i—i<sub>n</sub>) hat der Achselspross (i—i<sub>n</sub>) Fortschritte gemacht. Bei Sp laterales Blatt der jungen Bildung. Deren früher oberflächlicher Theilungsheerd greift tiefer, zunächst auf Zellen (s), die schon über das embryonale Stadium hinaus waren. Vergr. 1 : 260.

Fig. 5. Die Blathöcker werden deutlicher sichtbar. Unter ihnen (unter a u. b) die Längsstreckung des neuen Internodiums vorbereitende Theilungen. Das anschliessend tiefere Internodium (i—i<sub>n</sub>) ist im Wachstum gefördert und ebenso der Achselspross (Sp), der unter medianer Verbreiterung seiner Scheitelfläche (i—i<sub>n</sub>) schärfer in den Blattwinkel gerückt ist. Auch die tiefer liegenden parenchymatischen Zellen (bei q) werden jetzt in den Theilungsheerd gezogen. Vergr. 1 : 260.

Fig. 6. Die Blatthöcker  $v v$ , des entstehenden Internodiums erheben sich vertical. Die Scheitelspitze (S) ist zunächst unthätig. Vergr. 1 : 260.

Fig. 7. Mit der weiteren Entwicklung der Blätter geht der ursprüngliche Vegetationspunkt fast ganz in diesen auf. Nur ein kleiner Theil der früheren Scheitelfläche bleibt zwischen den Blättern erhalten (a, b). Deutlicheres Hervortreten des neuen Internodiums ( $i-i_n$ ), an dessen Basis von einer Sprossbildung noch nichts zu sehen ist. Vergr. 1 : 260.

Fig. 8. Zwischen den vorgeschrittenen Blättern  $v v$ , beginnt der zurückgebliebene Theil der ursprünglichen Scheitelfläche Flächenwachsthum, wodurch schliesslich der in Fig. 1 gegebene Entwicklungszustand herbeigeführt wird. Das neue Internodium tritt als solches scharf hervor. Vergr. 1 : 260.

Fig. 9—12. Skizzen des Sprossendes, der Internodien und ihren Achselknospen (Sp). Diese sowie die Achse und das Stützblatt in verschiedenen Entwicklungszuständen. Vergr. 1 : 16.

Fig. 13—15. Aehnliche Skizzen von *Viburnum Opulus* L. Vergr. 1 : 16.

#### Tafel XVII.

Fig. 1—5. *Syringa vulgaris* L. Entstehung der Achselsprosse.  
Mediane Längsschnitte.

Fig. 1. Vorbereitende Theilungen der beiden Aussenlagen der Basis des jüngsten Internodiums (Complex embryonalen Gewebes bei  $i-i_1$ ). A Mutterachse. Bl Stützblatt. Die unter den subepidermalen Lagen 1—3 befindlichen Zellen sind über das embryonale Gewebestadium schon hinaus. Pr Procambium. Vergr. 1 : 260

Fig. 2. Leichtes Hervorwölben des die Neubildung ausmachenden oberflächlichen Complexes bei  $i-i_1$ . Vergr. 1 : 260.

Fig. 3. Der Theilungsheerd greift jetzt in die Tiefe. Es schliessen sich an dieses Entwicklungsstadium die Fig. 4 u. 5, Taf. XVI bei Sp an. Als deren Fortsetzung wäre zu betrachten:

Fig. 4. Die von der Achse (bei Pr) abstammende Neubildung (Sp) ist unter bedeutender medianer Verbreiterung der Scheitelfläche ( $i-i_1$ ) schärfer in die Blattachsel gerückt (nach dem Stützblatt Bl hin). Der Bildungsheerd greift in tiefere Lagen (bei q). Vergr. 1 : 260.

Fig. 5. Längenwachsthum der Sprossanlage, die früher ein niederes, mit den ersten Blättern versehenes Podium darstellt. Der median verbreiterte Scheitel wurde inzwischen zum grossen Theil zur Anlage medianer Blätter (Bl) verbraucht. Im Innern der Neubildung entsteht Procambium (p), das Anschluss an ähnliches Gewebe der Mutterachse (bei Pr) zu gewinnen sucht. Einen ähnlichen Anschluss an das Gefässbündel des Stützblattes (Blgfb) übernehmen die Theilungsproducte schon individualisierter Zellen bei q. Sehr lebhafte Theilungen ähnlichen Gewebes bei s führen zur Ergänzung des Markes (M) der Neubildung. Vergr. 1 : 260.

## Tafel XVIII.

Fig. 1—7. *Berberis vulgaris* L. Wachsthum der Sprossspitze und Entstehung der Achselsprosse. Mediane Längsschnitte und Längsschnittsskizzen.

Fig. 1. Stammspitze längs. Kegelförmiger Vegetationspunkt, der diese Form auch beibehält und Blätter in spiraliger Folge schon ziemlich tief unterhalb des Scheitels (S) entstehen lässt. Bei Bl, die jüngste, seitlich geschnittene Blattanlage, Bl,, u. Bl,,, median oder nahezu median durchschnitten. Sprossanlage (Sp) zunächst noch ganz oberflächlich. M Mark. Pr Procambium. Vergr. 1 : 260.

Fig. 2. Ähnlicher Schnitt. Der Vegetationskegel ist jetzt weniger schlank (die jüngsten Blattanlagen [Bl, u. Bl,,] sind dem Scheitel [S] genähert). Bei Sp eine räumlich weiter geförderte, in medianer Richtung schon ziemlich verbreiterte Sprossanlage. Vergr. 1 : 260.

Fig. 3. Schnitt durch eine links von der Mutterachse (A) gelegene derartige Anlage. Dieselbe tritt unter fernerer medianer Verbreiterung in die Bildung eines vorderen und hinteren Blattes (1 u. 2) ein. Tiefer liegende, zum Theil schon individualisirte Zellformen (bei q—s) werden in den Theilungsheerd hineingezogen. Zudem macht sich schon ein Längenwachsthum bemerkbar, das zu einem frühen Hervorwachsen in die Achselhöhle und andererseits zu einem secundären Vegetationspunkt von Kegelform führt. Bl Stützblatt. Vergr. 1 : 260.

Fig. 4. Schnitt durch eine Sprossanlage rechts von der Mutterachse (A). Ausgeprägtere Kegelform (bei Sp). Infolge besonderer Wachsthumsvorgänge ist der junge Spross gegen und scheinbar sogar auf sein Stützblatt verschoben, er richtet seinen Scheitel gegen seine Mutterachse. (Vergleiche auch Fig. 7.) Vergr. 1 : 260.

Fig. 5. Rückläufige Verschiebung des erstarkten Sprosses (Sp), dessen Blattanlagen (Sbl, u. „) ebenfalls Fortschritte gemacht haben. P—Pr, Procambiale Anschlüsse nach der Mutterachse (A). P—Pr solche nach dem Gefässbündel Bl des Stützblattes. M Mark der Neubildung. Vergr. 1 : 260.

Fig. 6 u. 7. Skizzen zur Erläuterung der Entstehungs- und Stellungenverhältnisse der Achselsprosse. Vergr. 1 : 16.

## Tafel XIX.

Mediane Längsschnittsskizzen der Sprossspitzen von Bäumen und Sträuchern.

Fig. 1 u. 1a. *Acer Pseudoplatanus* L. Spross zum Theil noch in der Knospenlage. Sp Achselsprosse der im ersten Frühjahr entfalteten Blätter. Vergr. 1 : 6 und 1 : 12.

Fig. 2 u. 2a. Vorgeschrittenes Stadium. Anlage neuer Achselsprosse (i). Weitere Entfaltung der Knospe. Vergr. 1 : 6 und 1 : 12.

Fig. 3 u. 3a. Wachsthum der Sprossspitze (S). Neues Internodium, neue axilläre Anlagen. Vergr. 1 : 6 und 1 : 12.

Fig. 4. *Philadelphus Gordonianus* Lindl. Wachsende Sprossspitze mit entstehenden Achselsprossen i. Fig. 5. Tangentialschnitt (Stützblatt T etwa parallel der Spreite<sup>6</sup> angeschnitten). Achselspross (A Sp) in Lateralansicht. Vergr. 1 : 18.

Fig. 6—8. *Sambucus nigra* L. Sprossscheitel in drei verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 1 : 11.

Fig. 9 u. 10. *Punica Granatum* L. S Scheitel des Vegetationspunktes, i entstehende, Sp ältere Achselsprosse. Vergr. 1 : 20.

Fig. 11 u. 12. *Rhus Cotinus* L. Stammspitze mit jüngster und schon vorgeschrittener Sprossanlage (i). A S älterer gegen die Mutterachse gerichteter Spross. Vergr. 1 : 20 und 1 : 16.

Fig. 13 u. 14. Letzterer bei i, Fig. 13 noch schärfer gedreht, bei i Fig. 14 dagegen schon rückläufig verschoben. Unter x Achselhöhle. Vergr. 1 : 11.

Fig. 15 u. 16. *Calycanthus floridus* L. In der Achsel des Stützblattes T entstehen mehrere Sprosse (i u. i<sub>1</sub>). Vergr. 1 : 11.

Fig. 17. *Fuchsia hybr.* Bei A S junger vegetativer Spross. Vergr. 1 : 20.

Fig. 18 u. 19. Bei i entstehen Blüthensprosse nahe dem Scheitel des Vegetationspunktes, die erst später (Fig. 19) von ihm durch neu entstandene Blätter (1) geschieden werden. Vergr. 1 : 20.

Fig. 20. In der Achsel des Stützblattes T eine schon geförderte Blütenanlage (Bl). Nach der im Wachstum zurückgebliebenen Mutterachse (A) hin ein accessorischer Spross (i<sub>1</sub>). Vergr. 1 : 20.

Fig. 21. Accessorische Anlage bei i<sub>1</sub>. I die geförderte Inflorescenzachse. Vergr. 1 : 20.

Fig. 22. Sp Serialspross im Wachsen begriffen. BS Blüthenspross. Bl Stützblatt. Vergr. 1 : 20.

Fig. 23 u. 24. *Prunus Persica* Jess. Entstehung des Achselsprosses (i). Fig. 24 nicht völlig medianer Schnitt. Vergr. 1 : 20.

Fig. 25 u. 26. *Ficus carica* L. Auch bei Fig. 26 konnte, um die axilläre Bildung (i) median zu geben, der in Bezug auf den Vegetationsscheitel (S) mediane Schnitt nicht verwendet werden. Vergr. 1 : 20.

Fig. 27. *Syringa vulgaris* L. Schnitt durch die vegetative Knospe (Ende Juli). Vergr. 1 : 16.

#### Tafel XX.

*Robinia glutinosa* Curt. Entstehung der accessorischen Sprosse.

Fig. 1. Skizze eines Längsschnittes durch den austreibenden Spross. S Scheitel, 1—4 jüngste Blätter, Sp junger Achselspross. Vergr. 1 : 11.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Sprossbildungen über einem Stützblatte (Bl). A—B Theil der Mutterachse, 1 ausgetriebener Hauptspross, 2—5 Serialsprosse verschiedener Entwicklungsstadien in einer von dem Stützblatt (B) hergestellten Höhle (H) liegend. Vergr. 1 : 11.



Fig. 3. Ähnliches Bild. Etwas vorgeschrittenere Serialsprosse. Vergr. 1 : 20.

Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch Glied 4 u. 5 der Serie Fig. 2. Bei 5 ein jüngerer, bei 4 ein älterer Serialspross. M; M, entstehendes Mark (bei M, aus Gewebe der Mutterachse [A—B] hervorgehend). Vergr. 1 : 180.

Fig. 5. Ähnlicher Schnitt durch Glied 5 (vergl. Skizze Fig. 3). Zellnetz des neuen Vegetationspunktes. S Scheitel. A—B Mutterachse. Vergr. 1 : 180.

Fig. 6. Vorgeschrittenes Stadium. Entstehung der Blätter (Bl Bl<sub>1</sub>). Das Mark tritt schon deutlicher hervor. F in der Anlage begriffene Procambiumbündel. Vergr. 1 : 180.

Fig. 7. Weiteres Stadium (etwa mit 2, Fig. 3 übereinstimmend), der Vegetationspunkt ist steiler geworden. Schärfere Differenzierung des Markes, sowohl des aus der Neubildung hervorgegangenen (M), als desjenigen, welches von der Mutterachse stammte (M<sub>1</sub>). Hier sind die Markzellen abgerundete, sich lebhaft theilende Formen. F Procambiumbündel. Bl; Bl<sub>1</sub>, die jüngsten Blätter. A—B Mutterachse. Vergr. 1 : 180.

#### Tafel XXI.

Fig. 1—20. Längsschnittsskizzen durch die Mitte der Sprossspitze schlingender und kletternder Pflanzen.

Fig. 1. *Tamus communis* L. S Scheitel des Vegetationspunktes. i—i<sub>11</sub>, die entstehenden Achselsprosse (Fig. 1a vorgeschrittenere derartige Bildung). Vergr. 1 : 11.

Fig. 2. *Smilax rotundifolia* L. Sprossspitze ebenfalls im ersten Frühjahr. Vergr. 1 : 11.

Fig. 3. *Aristolochia Siphon* L'Hérit. Endknospe mit Serialsprossen in verschiedenen Phasen der Entstehung (1—4). Bei x Auswüchse der Stützblätter zum Schutze der Sprossanlagen. Vergr. 1 : 11.

Fig. 4—6. Sprossanlagen stärker vergrößert. A Mutterachse. B Stützblatt. Vergr. 1 : 20.

Fig. 7—8. Etwas ältere serielle Sprosse (a—e). Vergr. 1 : 20.

Fig. 9—11. *Calystegia sepium* R. Br. Endknospe der eben anstreibenden Pflanze im Frühjahr. Vegetationspunkt (S) in verschiedenen Entwicklungsphasen. Vergr. 1 : 11.

Fig. 12. Ältere derartige Knospe. Anlage der Blüthen (Bl—Bl<sub>11</sub>), i—i<sub>11</sub>, accessorische Bildungen. Vergr. 1 : 11.

Fig. 13—15. *Clematis Vitalba*. Endknospe in verschiedenen Entwicklungsstadien, i vegetative Sprosse. Vergr. 1 : 20.

Fig. 16 u. 17. *Lonicera Periclymenum* L. Endknospe. Vergr. 1 : 11.

Fig. 18. *Humulus Lupulus* L. Knospe, welche mit Rücksicht auf die Achselsprosse (i—i<sub>11</sub>) nicht median gegeben wurde. Vergr. 1 : 11.

Fig. 19. Älterer Achselspross. Stützblatt und Nebenblatt bei B. Vergr. 1 : 20.

Fig. 20. *Pharbitis hispida* Chois. Terminalknospe einer Keimpflanze. In den Blattachseln Blütenstände in verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 1 : 20.

## Tafel XXII.

Fig. 1—29. Wasserpflanzen, Stauden und einjährige Gewächse. Sprossspitze medianlängs.

Fig. 1. *Hippuris vulgaris* L. Schlanke, an tieferer Stelle sich stark verdickende Sprossspitze. S Scheitel, Bl Blätter, i—i<sub>ax</sub> axilläre Bildungen, Gf Gefäßbündel. Vergr. 1 : 60.

Fig. 2. *Myriophyllum proserpinacoides* Gill. Schlanker Spross. Nur bei i eine Achselknospe. Vergr. 1 : 20.

Fig. 3 u. 4. *Potamogeton crispus* L. Verzweigung nahe am Scheitel (i), sowie in der Blattachsel (1—4) eingeleitet. Vergr. 1 : 20.

Fig. 5—7. *Ranunculus aquatilis* L. Langsame Entwicklung der Blätter (Bl) gegenüber den Sprossen (1—4). S Scheitel, Gf Gefäßbündel. Vergr. 1 : 60.

Fig. 8. *Dianthus chinensis* L. Keimpflanze. Achselsprosse; M Mark, F Prokambium, R Rinde. Vergr. 1 : 16.

Fig. 9—10. *Nicotiana rustica* L. Keimpflanzen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Nur eine axilläre Neubildung vorhanden (i). Vergr. 1 : 20.

Fig. 11. *Zinnia elegans* Jacq. Keimpflanze. Auch hier war ein schon ziemlich vorgeschrittener Achselspross vorhanden (i). Vergr. 1 : 20.

Fig. 12 u. 13. *Silene noctiflora* L. Keimpflanze. Sprossanlage (i) hier nahe dem Scheitel (S). Vergr. 1 : 20.

Fig. 14 u. 15. *Phlox paniculata* L. Sprossspitze einer älteren Pflanze i—i<sub>ax</sub>, verschiedene alte Seitensprosse. Vergr. 1 : 11.

Fig. 16. *Linum usitatissimum* L. Vergr. 1 : 11.

Fig. 17. u. 18. *Tinantia fugax* Scheidw. var. *erecta* Doum. Keimpflanze, zwei verschiedene Entwicklungsstadien. Bl Blätter, zunächst ohne axilläre Neubildung. Achselsprosse (i u. Sp) tiefer. Vergr. 1 : 20.

Fig. 19. *Impatiens Balsamina* L. Terminalknospe der jungen Pflanze. i—i<sub>ax</sub> axilläre Bildungen. Bei b eine Doppelknospe. Vergr. 1 : 20.

Fig. 20. An Dichotomie erinnernde Verzweigung einer Achselknospe. A—A Hauptachse, T Stützblatt. Vergr. 1 : 20.

Fig. 21. Blattachsel tangential. Unter dem Stützblatt T in der Achselhöhle AH drei Sprosse (a, b u. c), von denen zwei (a u. b) verzweigt sind (1—3), der dritte dagegen — der vegetative Reservespross bei c — noch unverzweigt ist. Die Anlagen 1—3 werden floral ausgebildet. Vergr. 1 : 20.

Fig. 22 u. 23. *Cannabis sativa* L. Noch junge Pflanze. Die Sprossbildung greift nicht bis zur Scheitelspitze (S). Vergr. 1 : 11 und 1 : 20.

Fig. 24. Etwas vorgeschrittenes Stadium. Sprossanlage auch nahe dem Scheitel. Vergr. 1 : 20.

Fig. 25 u. 26. *Rubia tinctorum* L. Ältere Pflanze. Zwei verschiedene Entwicklungsstadien. Bei a u. b Anlage der Infloreszenzen. 1—3 die zugehörigen Stützblätter. Vergr. 1 : 20.

Fig. 27. *Lysimachia ciliata* L. Terminalspross der älteren Pflanze. Ueber den Stützblättern B zwei junge Inflorescenzen (Sp), welche im Wachsthum ihre Mutterachse (A) überholen. Neben dem älteren Spross Sp, eine accessorische Anlage (i). Vergr. 1 : 20.

Fig. 28. *Lilium camtschaticense* L. Scheitel einer jungen, im laufenden Jahr noch nicht blühenden Pflanze, in etwa der halben diesjährigen Höhe. Der Vegetationspunkt S im Absterben begriffen. Nur Blattanlagen (Bl) sind vorhanden. Vergr. 1 : 11.

Fig. 29. Vorgeschrittenes Stadium. Der Vegetationspunkt ist vollständig abgestorben und bei Seite geschoben. Auch ohne ihn erreicht unter internodialer Streckung die Pflanze die diesjährige Höhe. Vergr. 1 : 11.

---

# **Ueber den directen Einfluss des Pollens auf Frucht- und Samenbildung.**

Von

**Dr. E. Giltay,**

Lehrer der Botanik an der Reichslandwirthschaftlichen Schule  
zu Wageningen (Holland).

Mit Tafel XXIII.

---

Im Jahre 1889 besuchte ich die bekannten Etablissements der Firma Vilmorin, Andrieux & Co. Herr Vilmorin war so freundlich, mir persönlich die ausgedehnten Felder zu Verrières bei Paris zu zeigen. Er erklärte mir, wie sich da eigentlich dreierlei Kultur befindet: Eine zum Gewinnen des Saatgutes, mit dem für die Rechnung der Firma an sehr verschiedenen Orten die eigentliche Handelswaare erzogen wird; zweitens Controle-Saaten zur Prüfung der eingelaufenen, für den Verkauf bestimmten Waare, drittens die wissenschaftlichen Untersuchungen, um die sich schon seit vielen Jahren mehrere der Chefs einen wohlverdienten Ruf erworben haben.

Indem ich die zahlreichen Beete der Controle-Kulturen passire, fesselt es meine Aufmerksamkeit, dass so öfters zahlreiche, einander sehr leicht befruchtende Varietäten derselben Species unmittelbar nebeneinander erzogen werden. Ich fragte Herrn Vilmorin, ob er denn niemals die Folgen einer Kreuzung schon unmittelbar an den dadurch entstandenen Früchten oder Samen wahrgenommen habe, indem diese mehr oder weniger die Eigenschaften derselben Organe an der den Pollen liefernden Pflanze zeigten. Herr Vilmorin war augenscheinlich über diese Frage sehr erstaunt. Er antwortete, dass er es niemals beobachtet habe, und er erwartete es auch nicht, weil ja das Pollenkorn zwar Einfluss ausübe auf den durch dasselbe

gebildeten Keim, aber nicht über die Grenzen dieses letzteren hinaus. Es ist nicht zu verneinen, dass Herr Vilmorin hier eine viel verbreitete Meinung äusserte. Vorsätzlich fragte ich ihn über diese Materie; schon damals hatte ich einige Erfahrung, die mit der erwähnten Ansicht nicht in Uebereinstimmung ist, und es schien mir interessant, hier die Meinung zu vernehmen eines Mannes, der gewiss wie nur sehr wenige Erfahrung zu gewinnen in der Gelegenheit war.

Dennoch giebt es in der Literatur zahlreiche Stellen, die mit der soeben erwähnten Ansicht nicht stimmen. Allein viele davon sind ziemlich vag, so dass es kaum Wunder nehmen kann, dass bis dahin der directe Einfluss des Pollens auf Frucht und Samen nicht allgemein anerkannt wurde.

Doch muss ich gestehen, dass es mir sehr schwierig scheint, alle die darüber schon veröffentlichten Daten unberücksichtigt zu lassen, und die Existenz eines directen Einflusses des Pollens einfach für alle Fälle zu leugnen.

Bevor ich meine eigenen Erfahrungen bespreche, stelle ich das mir aus der Literatur Bekannte zusammen.

Wenn wir nacheinander den Einfluss des Pollens auf verschiedene Theile von Frucht und Samen besprechen, so kann zuerst von dem Einfluss auf den Keim die Rede sein. Dass dieser Einfluss bestehen muss, ist wohl gewiss; es ist ja allbekannt, dass aus einem Mischlingsamen eine Pflanze hervorgeht, welche mehr oder weniger die Eigenschaften beider Eltern besitzt. Eine andere Frage ist jedoch, ob der Einfluss des Pollens auf den Keim schon äusserlich an diesen letzteren sichtbar sein kann. Darwin<sup>1)</sup> führt mehrere hierher gehörige Fälle an, und wahrscheinlich sind auch die Resultate der von Gärtner<sup>2)</sup> über diesen Gegenstand ausgeführten Experimente hier zu erwähnen, wenn es auch nicht ganz deutlich ist, ob der von Gärtner erwähnte directe Einfluss des Pollens sich nur innerhalb der Grenzen des Keimes merklich macht oder nicht.

Als Beispiele von directem Einfluss auf extra-embryonale Theile und erstens z. B. auf Samenfarbe wären in erster Linie die von

---

1) Darwin, *Animals and plants under domestication* I, S. 429.

2) Gärtner, *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich*, S. 81 f.

Darwin mitgetheilten Erfahrungen Laxton's, welche von Darwin<sup>1)</sup> selbst theilweise controlirt wurden, zu erwähnen. Sie wurden erhalten mit einer Zuckererbse, deren Samen im trocknen Zustand blass grünlich-braun und mit kleinen, dunkelpurpurnen Pünktchen so dicht bedeckt sind, dass diese einzeln nur mit der Lupe sichtbar sind. Niemals hatte Laxton davon gehört, dass die Erbse einen purpurnen Samen gab. In einer der durch Kreuzung mit einer purpurschotigen Form gebildeten Früchte befand sich jedoch ein Samen, der schön gleichmässig purpurviolett war, ein zweiter war unregelmässig blass purpur-wolkig gezeichnet. Die Farbe lag in der äusseren der beiden Samenhäute.

Es muss jedoch ausdrücklich bemerkt werden, dass die Modification der Farbe hier nicht stattfand in der Richtung der Farbe der Samen der pollenliefernden Pflanze; diese hatte ja blass grünlich, graurothe Erbsen; dennoch ist wahrscheinlich, dass die Abänderung der Farbe unter Einfluss der männlichen Pflanze stand, denn diese hatte purpurne Blüthen, purpurne Fleckchen auf den Stipulis, purpurne Schoten. Bei seinen eigenen Experimenten fand Darwin gleichfalls, dass die Samen durch Kreuzung entstandener Früchte viel deutlicher die violette Farbe zeigten als normal gebildete derselben Pflanze.

Darwin<sup>1)</sup> citirt auch ein Beispiel bei Matthiola, das schon früher beobachtet, aber von Gärtner angezweifelt wurde. Trevor Clarke berichtete ihm nämlich, dass, wenn die Matthiola annua-Form mit hellbraunem Samen befruchtet wird mit einer Matthiola, welche dunkelviolette Samen hat, dass dann ungefähr 50 % der gebildeten Samen schwarz sind.

Aehnliches könnte auch vom Mais berichtet werden. Die im Samentheil der Körner dieser Pflanze bei Kreuzung stattfindenden Aenderungen werden wir jedoch bei Besprechung der Frucht behandeln.

Zuletzt könnte noch ein von Horvath<sup>2)</sup> beobachteter Fall Erwähnung finden, welcher sich auf eine Bohnenpflanze bezieht, die in Folge der Kreuzung sehr verschiedene Samen producirt haben

1) Darwin, l. c., S. 428—429.

2) Darwin, l. c., S. 429.

3) Dr. G. Horvath, Ueber einen eigenthümlichen Fall von durch Insecten entstandener Hybridbildung. Referat im Biol. Centralbl. 1882, S. 608.

soll. Es fehlte hier jedoch der Nachweis, wenigstens soweit ersichtlich aus dem mir nur zugänglichen Referat, dass die Mutterpflanze selbst nicht schon hybrider Natur war.

Ueber Früchte sind ziemlich viel Erfahrungen zu citiren. Wir behandeln zuerst die weniger beweiskräftigen, um zuletzt die interessanten Beobachtungen Körnicke's zu besprechen.

Nach Hartsen<sup>1)</sup> entstanden an Aubergine-Pflanzen (*Solanum edule*) Früchte, die viel Aehnlichkeit mit Tomaten (Früchte von *Solanum Lycopersicum*) hatten, besonders in Form und Farbe.

Anderson<sup>2)</sup> befruchtete eine grünfleischige Melone mit einer scharlachfleischigen. In zwei der Früchte war merkliche Veränderung, vier andere waren sowohl innerlich als äusserlich ein wenig geändert.

In den Vereinigten Staaten und in England soll nach dem Volksglauben bei Cucurbitaceen der Pollen auf die gebildete Frucht directen Einfluss ausüben<sup>3)</sup>. Gärtner<sup>4)</sup> citirt auch mehrere derartige Meinungen.

Gallesio<sup>5)</sup> befruchtete die Blüthen einer Orange mit Pollen einer Limone, und eine der hierdurch entstandenen Früchte hatte einen Längsstreifen, welcher in Farbe, Geschmack und anderen Eigenschaften mit der Limone übereinstimmte.

Fritz Müller<sup>6)</sup> beobachtete eigenthümliche Fruchtbildung bei Kreuzung von *Cattleya Leopoldi* mit *Epidendrum cinnabarinum*.

Als sehr merkwürdige Beispiele betrachtet Darwin<sup>7)</sup> die von dem gewöhnlichen Apfel gelieferten. Am interessantesten seien die St. Valery-Aepfel, bei welchen die Blüthen keinen Pollen bilden, die jedes Jahr aber von Mädchen mit sehr verschiedenem Pollen befruchtet werden. Es sollen dann Früchte entstehen, die den Formen, deren Pollen sie ihre Bildung verdanken, sehr ähnlich sind. Wie aber jedenfalls in dieser Hinsicht bei sehr nahe verwandten

---

1) Dr. F. A. Hartsen, Eine merkwürdige Hybridebildung. Bot. Zeit. 1867, S. 379.

2) Darwin, l. c., S. 430.

3) Darwin, l. c., S. 431.

4) Gärtner, l. c., S. 74.

5) Darwin, l. c., S. 430.

6) Darwin, l. c., S. 431.

7) Darwin, l. c., S. 432.

Pflanzen grosse Verschiedenheiten vorkommen, geht schon daraus hervor, dass Knight<sup>1)</sup>, obgleich er hunderttausende Experimente anstellte, doch niemals den directen Einfluss des Pollens beobachten konnte.

Nach Sabine<sup>2)</sup> wurden die fast kugelrunden Kapseln bei *Amaryllis vittata* nach Befruchtung mit dem Pollen einer Species, deren Früchte höckerige Kanten haben, in der Form geändert.

Maximowicz<sup>3)</sup> berichtet bei *Lilium davuricum* über einen Fall, wo die Früchte durch Kreuzung eine Form annahmen, die mit der der männlichen Pflanze übereinstimmt.

Auch über den Einfluss des männlichen Elements auf Fruchtgrösse liegen einige Daten vor.

Nach Jambert<sup>4)</sup> sollen bei *Chamaerops humilis* nach Befruchtung mit *Phoenix dactylifera* dreimal längere Früchte, als bei ersterer Pflanze gewöhnlich vorkommen, entstanden sein. Germain de St. Pierre<sup>5)</sup> hielt diese Variation für eine spontane.

Nach einer Mittheilung de Saporta's an Darwin<sup>6)</sup> werde *Pistacia vera* leicht von *P. terebinthus* befruchtet, in welchem Falle die Früchte nur halb so gross seien als bei normaler Bestäubung.

Nach Anderson Henry<sup>7)</sup> ist bei Kreuzung von *Rhododendron Dalhousiae* mit *R. Nuttallii*, einer der grösstblüthigen Formen des Geschlechts, die erzielte Frucht bedeutend grösser, als für *R. Dalhousiae normal* ist.

Eigenthümlich ist, dass auch bezüglich Fruchtgrösse Fälle in der Literatur vorkommen, wo zwar augenscheinlich directer Einfluss des Pollens vorliegt, wo jedoch die erzielten Aenderungen nicht genau den Eigenschaften der männlichen Pflanze entsprechen. So befruchtete Henry<sup>7)</sup> *Arabis blepharophylla* mit *A. Soyeri* und erhielt Früchte, welche sowohl die der weiblichen als der männlichen Pflanze an Grösse übertrafen.

---

1) Gärtner, l. c., S. 75.

2) Darwin, l. c., S. 431.

3) Einfluss fremden Pollens auf die Form der erzeugten Frucht, beobachtet von C. J. Maximowicz, St. Petersburg 1872. Referirt in Flora 1872, S. 191.

4) Bull. de la soc. Bot. de France, T. XIV, S. 660.

5) Ibidem, T. XIV, S. 10.

6) Darwin, l. c., S. 432.

7) Darwin, l. c., S. 431.



Mehrere Angaben, und darunter sehr interessante, giebt es mit Bezug auf Fruchtfarbe.

Laxton<sup>1)</sup> nahm bei seinen oben erwähnten Experimenten auch Einfluss des männlichen Elements auf die Frucht wahr. Die hohe Zuckerbse, die er 20 Jahre hintereinander kultivirte und die, soweit ihm bekannt, nie eine violette Schote producirte, gab nach Kreuzung mit einer purpurnen Form eine Frucht, die nach der Spitze zu über eine Länge von 2 inch und am Fuss noch an einer kleinen Stelle, in der Nähe des Stiels, purpurroth schattirt war.

In Deutschland und auch in Frankreich<sup>2)</sup> soll beobachtet sein, dass am Saft der Trauben der Einfluss einer Kreuzung unmittelbar auftrat.

Am bedeutendsten jedoch sind die verschiedenen Berichte über Mais.

Schon 1751 soll wahrgenommen worden sein<sup>3)</sup>, dass Maissorten mit verschiedenfarbigen Früchten, wenn sie nahe beisammen wachsen, einander in der Fruchtfarbe gegenseitig beeinflussen. Sehr verbreitet soll die Meinung, dass dies stattfindet, in den Vereinigten Staaten sein.

Savi<sup>3)</sup> erhielt von gelb- und schwarzfrüchtigem Mais, die nebeneinander gesät waren, in demselben Fruchtstand gelbe, schwarze und auch gefleckte Körner.

Gärtner<sup>3)</sup> leugnete für Zea Mays allen directen Einfluss des Pollens, weil er ihn nicht wahrnahm, wenn gelbfrüchtiger mit rothfrüchtigem bestäubt würde. Merkwürdiges Beispiel einer zu schnellen Generalisirung!

Hildebrand<sup>4)</sup> wiederholte dieses Experiment, wobei er, wie Gärtner, darauf achtete, dass die Mutterpflanze echt war. Eine gelbfrüchtige Form wurde befruchtet mit einer braunkörnigen. Zwei Kolben gaben gelbe und schmutzig violette Körner gemischt, ein dritter gab nur gelbe Früchte, aber eine Seite der Achse war röthlich-braun, so dass sich hier der Einfluss des Pollens sogar bis auf die Achse auszustrecken schien.

1) Darwin, I. c., S. 428.

2) Darwin, I. c., S. 430.

3) Gärtner, I. c., S. 87.

4) Hildebrand, Einige Experimente und Beobachtungen: 1. Ueber den Einfluss der Unterlage auf das Pfropfreis und 2. Ueber den directen Einfluss des Pollens auf die Beschaffenheit der durch ihn erzeugten Frucht. Bot. Zeit. 1868, S. 321.

Die wichtigsten Beobachtungen über unseren Gegenstand verdanken wir gewiss Körnicke<sup>1)</sup>.

Beim Mais giebt Körnicke mehrere Beispiele vom directen Einfluss des Pollens auf die gebildete Frucht, in einigen Hinsichten bestreitet er aber auch frühere Angaben. So erklärt er für unrichtig die Oberdieck'sche Behauptung, dass wenn gelber und rother Mais durcheinander gesäet werden, die ausgewachsenen Kolben rothe und gelbe Körner gemischt tragen. Nach dem Verfasser sei die rothe Fruchtfarbe, die ihren Sitz in den Zellwänden der Frucht hat, nicht direct erblich. Der einzige directe Einfluss, den der Pollen der rothen Form im Stande sei auszuüben, würde darin bestehen, dass, wenn diese früher mit gelb variirt hat, sie dem weissen Mais eine einigermassen gelbe Fruchtfarbe mittheilen könne.

Dagegen sei die blaue Farbe, die ihren Sitz in der Kleberschicht hat, wohl direct erblich. Gelber oder weisser Mais mit blauem befruchtet, giebt einen Theil der Körner blau oder blaufleckig. Nach der Aussaat entstehen dann gemischt-farbige Kolben, in welchen die blaue Farbe viel stärker auftritt.

Befruchtete Körnicke blauen Mais mit gelbem, dann trat im Jahre der Bestäubung keine Aenderung in den Körnern auf. In der ersten Generation jedoch sind die Farben gemischt.

Weisser Mais mit gelbem befruchtet, giebt im selben Jahr alle oder einen Theil der Körner gelb. Bei Aussaat entstehen Kolben mit gemischten gelben und weissen Körnern.

Befruchtet man umgekehrt gelben Mais mit weissem, dann entstehen nur gelbe Körner, obgleich nach der Saat beide Farben wieder gemischt sind.

Bei den Bestäubungen traten zwei neue unerwartete Formen auf. Ein weisser, mehligter Mais, befruchtet mit rein blauem, ergab im nächsten Jahr Kolben mit gemischten weissen, blauen und helllila gefärbten Körnern. Dergleichen helllila gefärbte Körner waren schon früher im Garten aufgetreten, nach Körnicke's Meinung jedenfalls durch spontane Bestäubung mit blauen.

Wenn wir die mitgetheilten Fälle übersehen, so stellt sich heraus, dass eigentlich zweierlei Fälle zu unterscheiden sind, die öfters nicht gebührend auseinander gehalten werden.

1) Körnicke, Die Arten und Varietäten des Getreides, 1885, S. 345 ff.

Erstens erwähnten wir nämlich Fälle, wo durch den Einfluss der Kreuzung Früchte und Samen eine Modification zeigten, die nicht genau dem Charakter derselben Organe bei der männlichen Pflanze entsprach. Andererseits war dies öfters wohl der Fall. Dass diese Fälle auseinander gehalten werden sollten, ist einleuchtend. Denn, dass der Pollen gewiss einigen Einfluss auf extra-embryonale Theile ausüben kann, geht schon daraus hervor, dass er ganz unabhängig von der eigentlichen Befruchtung zum Fruchtsatz Veranlassung geben kann. Bei Orchideen entwickelt sich bekanntlich bisweilen das Ovar in Folge der Bestäubung, noch bevor die Eichen gebildet sind. Bei der Orchidee *Bonatea speciosa* würde sogar die Fruchtbildung durch einfache mechanische Reizung hervorgerufen werden können<sup>1)</sup>. Vielleicht wäre hier wenigstens auch ein Theil derjenigen Fälle zu nennen, wo nach Kreuzung die Früchte sich gut ausbilden, obgleich sie keinen Samen enthalten.

Es sind aber ziemlich zahlreiche Fälle erwähnt worden, wo die Modification der Frucht oder des Samens dem Charakter derselben Organe der männlichen Pflanze entspricht, und darunter befinden sich wenigstens einige, deren Beweiskraft man wohl schwerlich in Abrede stellen könnte. Diese bilden also in ersterer Linie die bis dahin erwähnten Beispiele eines directen Einflusses des Pollens. Es kamen auch ein paar Fälle vor, wo der directe Einfluss sich sogar noch über die Frucht hinaus gezeigt habe. Diese Vorkommnisse sind aber jedenfalls sehr seltene.

Wenn auch nach meiner Ueberzeugung auf Grund des zur Zeit schon vorhandenen Beweismaterials der directe Einfluss des Pollens schwerlich geleugnet werden, so verhält man sich dieser interessanten Erscheinung gegenüber gewöhnlich sehr skeptisch oder schweigt sie sogar ganz todt. Ich glaube deshalb, dass es von Interesse ist, meine eigenen diesbezüglichen Beobachtungen mitzutheilen. Das von mir gewonnene Material steht Jedem zur Ansicht und zur Verfügung.

Erstens möchte ich einen Beweis geben von dem äusserlich sichtbaren Einfluss des männlichen Elements, der wohl am meisten zu erwarten ist, nämlich auf den Keim. Auch dieser Einfluss scheint ja bisweilen noch angezweifelt zu werden. Es bezieht sich auf die

---

1) Darwin, l. c., S. 434.

schon mehrmals zu dergleichen Experimenten benutzten Erbsen. Zu meinen Versuchen benutzte ich nur sehr constante Varietäten. Bei der verwendeten Versuchseinrichtung wäre dies aber nicht einmal nothwendig gewesen.

Die benutzten Varietäten waren: „hooge grijze velderwt“ (hohe, graue Felderbse), „gele algiersche“ (gelbe Algeriesche), „sinker peul“ (Zuckererbse), „vroege Capucynen“ (frühe Capucinererbse), „vroege Meidopper“ (frühe Maierbse) und „Reading giant“.

Die zu bestäubenden Blüthen wurden, bevor sich die Staubbeutel öffneten, castrirt und durch feine Gaze vor Insectenbesuch geschützt.

Der grösseren Sicherheit wegen wurden die aus Kreuzungen hervorgehenden Samen nicht nur verglichen mit dem Restant derjenigen Partie, worin sich die Körner befanden, welche die Versuchspflanzen lieferten. Man könnte den Einwand machen, die Saatkörner wären selber nicht rein. Bei fast allen Kreuzungsarten wurden an einem oder an mehreren der Aeste, woran Versuche ausgeführt wurden, auch „Controle-Samen“ nicht gekreuzter, sich selbst überlassener Blüthen gewonnen. Ueberall stimmten die Controle-Samen völlig mit denen der echten Rasse überein. Nur ein Einwand wäre dann noch möglich. Man könnte sich die Samen, woraus die Versuchspflanzen hervorgingen, dennoch unrein denken, so dass diese letzteren bei Selbstbestäubung auch abweichende Samen geliefert hätten; um das normale Aeussere der Controle-Samen zu erklären, müsste man dann annehmen, dass sie durch von Insecten bewirkte Kreuzung mit anderen Varietäten entstanden wären. In Betreff dieser Möglichkeit, deren hohe Unwahrscheinlichkeit einleuchtend ist, wäre dann zu antworten: 1. dass bei Erbsen Selbstbefruchtung bei Weitem überwiegt; nach meiner Erfahrung kommt bei diesen Pflanzen durch Insecten bewirkte Kreuzung höchstens nur sehr selten vor<sup>1)</sup>; 2. dass in diesem Falle der Pollen in den Controle-Samen selber directen Einfluss ausgeübt hätte. Weil also in der Voraussetzung, dass die Controle-Samen unrein sind, der directe Einfluss des Pollens in diesen Samen selber auftritt und weil — wie wir sofort sehen werden —, in der Voraussetzung, dass sie rein

---

1) Vergl. auch Darwin, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich, Stuttgart 1877, S. 159.

sind, dieser Einfluss in durch Kreuzung entstandene Samen sich zeigt, ist das thatsächliche Vorkommen des directen Einflusses jedenfalls sichergestellt.

Die ausgeführten Versuche stelle ich zuerst tabellarisch zusammen:

Art der Kreuzungen	Nummer der gekreuzten Blüthen	Anzahl darin gebildeter Samen	Controle-Samen wurden gewonnen von denselben Zweigen, wovon auch Blüthe
Gruppe A: Hohe, graue Feld- erbse ♀ × gelbe Algeriesche ♂	257 a	5	
	258 a	3	
	259 a	5	
	264	7	264
	266 a	2	266 a
Gruppe B: Hohe, graue Feld- erbse ♀ × Zuckerbse ♂	257 b	5	257 b
	258 b	5	258 b
	259 b	7	
	250 b	zusammen	250 b
Gruppe C: Gelbe Algeriesche ♀ × hohe, graue Felderbse ♂	250 c	12	
	253 a	3 und 8	
	253 b		
	254 a	7 und 8	
	254 b		
Gruppe D: Gelbe Algeriesche ♀ × frühe Capucinererbse ♂	250 a	7	
	251 a	2	
	252 a	8	252 a
	254 c	6	254 c
Gruppe E: Zuckerbse ♀ × frühe Capucinererbse ♂	263	6	263
	238 b	6	
Gruppe F: Frühe Capucinererbse ♀ × frühe Maierbse ♂	239 a	7	239 a
	240 a	6	240 a
	246 b	5	
Gruppe G: Frühe Capucinererbse ♀ × gelbe Algeriesche ♂	255 a	8	255 a
	256 a	4	256 a
	257 c	9	257 c
Gruppe H: Frühe Capucinererbse ♀ × Reading giant ♂	238 a	7	238 a
	248 a	6	248 a
Gruppe J: Frühe Maierbse ♀ × frühe Capucinererbse ♂	232 b	8	
	233 a	7	
	234 a	7	

Art der Kreuzungen	Nummer der gekreuzten Blüthen	Anzahl darin gebildeter Samen	Controle-Samen wurden gewonnen von denselben Zweigen, wovon auch Blüthe
Gruppe J: Frühe Maierbse ♀ × frühe Capucinererbse ♂	236 a 236 b 237 a	6 5 7	
Gruppe K: Frühe Maierbse ♀ × Zuckererbse ♂	232 a 234 b	4 7	
Gruppe L: Frühe Maierbse ♀ × Reading giant ♂	241 a 241 b	8 3	
Gruppe M: Reading giant ♀ × frühe Capucinererbse ♂	242 a	5	242 a
Gruppe N: Reading giant ♀ × frühe Maierbse ♂	243 a 247 a	5 5	243 a 247 a
Gruppe O: Reading giant ♀ × Zuckererbse ♂	244 a	5	244 a

Bei keiner der Kreuzungen zeigte sich der Einfluss des Pollens deutlich extra-embryonal. Die Samenhaut kann also ausser Betracht bleiben.

In Form und Grösse waren die gekreuzten Körner<sup>1)</sup> bisweilen etwas modificirt. Diese Abweichungen wurden jedoch nicht weiter beachtet, denn sie waren gering, zeigten sich nur in einigen Fällen und könnten die Folgen ungewöhnlicher Ernährung sein, indem an den Versuchszweigen öfters mehrere Blüthen weggeschnitten werden.

Der Einfluss der Kreuzung war jedoch an der Farbe der Kotle-donen in mehreren Fällen deutlich sichtbar. Deshalb sei diese zu-erst für die reinen Formen angegeben.

Bei der hohen, grauen Felderbse ist sie blassgelb, mit einem Stich ins Orange. Bei der frühen Maierbse ist sie ungefähr die-selbe, nur bisweilen mit etwas mehr Orange. Bei der Zuckererbse und bei der frühen Capucinererbse ist sie leicht orangegelb, bei der gelben Algeriesche orangegelb, bei der Reading giant grün.

1) Hier und in der Folge Abkürzung für „durch Kreuzung gewonnene Körner.“

Hierbei ist jedoch zu beobachten, dass an den einzelnen Körnern derselben Rasse die Farbe nicht immer von derselben Nuance ist. Deshalb ist wohl bei Kreuzung von Formen mit gelben und orange-gelben Samenlappen kein deutlicher directer Einfluss des Pollens zu erwarten. Thatsächlich war dies in den Gruppen A, B, C, D, E, F, G, J, K auch nicht der Fall. Dennoch meine ich, dass er für einige der Kreuzungsarten, namentlich wenn grössere Quanten Körner zur Verfügung ständen, nachweisbar wäre; in meinen Kreuzungen glaube ich, dass er z. B. in den Gruppen D, C und G vorhanden ist. Es geben aber die Gruppen M, N. und O. so deutliche Beispiele des erwähnten Einflusses, dass es zwecklos ist, ihn auch in den erstgenannten Gruppen, wo er immerhin nur gering sein kann, nachzuweisen zu versuchen. Bei den Kreuzungen M, N und O, wo die Farbe der Samenlappen der beiden Eltern sehr verschieden ist, ist sogar der Einfluss des männlichen Elements so stark, dass er auch äusserlich sofort in die Augen springt, indem die Farbe der gekreuzten Körner zwischen der der beiden Eltern fast rein intermediär ist. Diese Erscheinung ist die Folge davon, dass die Farbe der Samenlappen durch die Samenhaut hindurch sichtbar ist. Nach stellenweiser Entfernung der Samenhaut zeigt sich, dass die Farbe der Kotyledonen mit der derselben Organe an der Vaterpflanze fast ganz übereinstimmt, wie denn auch für ausgewachsene Mischlinge, besonders nahe verwandter Formen, sehr wohl bekannt ist, dass Eigenschaften einer der Eltern ganz oder fast ungeändert auftreten können<sup>1)</sup>.

In den Versuchen der Gruppe L, welche die umgekehrte Kreuzung der Gruppe N darstellen, ist der Einfluss des männlichen Elements viel weniger stark als in der Gruppe N selber, wenn überhaupt vorhanden. In der Gruppe H, welche die umgekehrte Kreuzung der Gruppe M bildet, scheint der directe Einfluss des Pollens ganz verschwunden zu sein. Auch diese Erscheinungen könnten jedoch kein Wunder nehmen, denn auch für ausgewachsene Mischlinge — und dann sogar auch bei Mischlingen verschiedener Species — ist bekannt, dass  $a \varnothing \times b \sigma$  nicht immer mit  $b \varnothing \times a \sigma$  übereinstimmt<sup>1)</sup>.

Die voriges Jahr bei Erbsen erhaltenen Erfahrungen habe ich

---

1) Vergl. Focke, Die Pflanzenmischlinge, S. 473.

im vergangenen Sommer zur Demonstration einer biologisch interessanten Thatsache benutzt, nämlich des öfters überwiegenden Einflusses fremden Pollens, auch wenn er später als der eigene Pollen auf die Narbe kommt<sup>1)</sup>. Die Mittheilung meiner diesbezüglichen Versuche bezweckt, nicht über diese Erscheinung selbst Neues zu bringen. Sie findet nur statt, weil die erzielten Resultate das vom directen Einflusse des Pollens schon Mitgetheilte bekräftigen.

Bei diesen Versuchen fand immer die erste Bestäubung der zuvor castrirten Blüthe an einer Narbenseite statt, die zweite an der anderen, bis dahin frei gebliebenen Seite.

Alle Kreuzungen wurden ausgeführt an der Reading giant-Erbse. Sie waren die folgenden.

Am 16. Juni, 2<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Uhr Nachmittags wurde eine Blüthe bestäubt mit Pollen derselben Varietät; 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr Nachmittags fand Ueberbestäubung mit Pollen der frühen Capucinererbse statt. Resultat: Drei Samen, alle mit gelben Kotyledonen. Vom selben Ast gewonnene Controle-Samen haben das gewöhnliche Aeussere der Reading giant-Erbsen.

Am 20. Juni wurde eine Blüthe um 9 Uhr Vormittags mit Pollen derselben Rasse bestäubt; um 2 Uhr Nachmittags geschah Bestäubung mit der frühen Capucinererbse. Resultat: Drei Erbsen mit gelben, eine mit grünen Kotyledonen. Controle-Samen vom selben Ast wie sonst bei Reading giant.

Am selben Tag wurden an einer anderen Blüthe ungefähr um dieselbe Zeit dieselben Bestäubungen ausgeführt. Resultat: Sechs Erbsen mit gelben Samenlappen.

Am 28. Juni wurden um 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr Nachmittags zwei Blüthen mit Pollen derselben Rasse bestäubt, während um 4<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Uhr Nachmittags Pollen der Zuckererbse auf die Narbe getragen wurde. Resultat: Zwei Früchte mit fünf resp. zwei Samen, welche in ihrem Aeusseren mit den Erbsen der reinen Rasse übereinstimmen. Hier hat also der Pollen der Zuckererbse keinen directen Einfluss ausgeübt, oder er hat gar nicht befruchtend gewirkt.

Zuletzt wurde auch noch bei zwei Blüthen der fremde Pollen früher auf die Narbe gebracht. Wie zu erwarten, übte jetzt der

---

1) Vergl. Darwin, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtungen im Pflanzenreich, Stuttgart 1877, S. 377 ff.



andere geringen Einfluss. Am 24. Juni wurden zwei Blüthen der Reading giant mit der frühen Capucinererbse bestäubt, und zwar um 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr eine, um 2<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Uhr die andere; 5<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Uhr fand Bestäubung mit Pollen derselben Rasse statt. Die zuletzt mit fremden Pollen bestäubte Blüthe gab sechs Samen, alle mit gelben Kotyledonen; die andere vier Samen mit gelben, einen mit gewöhnlichen grünen. —

Ich gehe jetzt über zur Besprechung der von mir beobachteten Fälle extra-embryonalen Einflusses des Pollens. Sie beziehen sich auf Roggenfrüchte.

Die bis dahin beobachteten Roggenvarietäten sind, soviel ich weiss, niemals einfarbig, wie dies bei anderen Gramineenfrüchten öfters wohl der Fall ist.

Gewöhnlich sind bei jeder Varietät alle Farben, die sonst bei Cerealien-Früchten angetroffen werden, gemischt. Es finden sich bei derselben Rasse immer Körner, die mehr weisslich, andere, die mehr röthlich, noch andere, die braun, grünlich oder grau sind, während fast immer diese Farben an einigen Früchten auch gemischt vorkommen. Bei einer bestimmten Varietät sind jedoch die verschiedenen Farben gewöhnlich nicht gleich stark vertreten. Bei einigen Varietäten überwiegt die rothe, bei anderen mehr die grünliche oder graue Farbe. Niemals jedoch, wie schon hervorgehoben, sah ich eine ganz einfarbige Rasse, und zwar ebensowenig an Formen, die ich aus botanischen Gärten erhielt, als an „Sorten“ aus der grossen Kultur. Auch in der Pariser Ausstellung im Jahre 1889 fand ich sie nicht, obgleich hier aus sehr vielen Theilen der Welt Cerealien zusammengebracht waren. Nur fand ich hier ein Paar russische Varietäten, die jedenfalls der Einfarbigkeit näher kamen, als ich dies jemals zuvor gesehen hatte.

Einfarbige Roggenrassen können jedoch gezüchtet werden. Schon Körnicke<sup>1)</sup> erwähnt, dass er eine Rasse kultivirt habe, deren meiste Körner wenigstens bläulich sind.

Ich selber arbeitete mit einem Sommerroggen, der schon einige Zeit auf den Versuchsfeldern der hiesigen landwirthschaftlichen Schule kultivirt wurde. Wie gewöhnlich kamen auch hier zwei Hauptfarben vor: roth und blau.

---

1) Körnicke, l. c., S. 118.

Bei meinen Versuchen hatte ich zuerst nur die Absicht, zu bestimmen, ob sich einfarbige Rassen durch Auswahl erzüchten liessen. Bei näherer Prüfung stellte sich zwar heraus, dass in den Körnern eine ziemlich grosse Anzahl Farbennuancen gefunden werden; vorläufig jedoch musste ich mich darauf beschränken, die zwei Hauptfarben roth und blauschwarz anzuzüchten, denn bei der Kultur muss jede Versuchsparzelle von allen anderen Roggenpflanzen fern gehalten werden, soll man nicht Gefahr laufen, dass die Sache völlig misslingt. Bekanntlich greift ja beim Roggen ausserordentlich leicht Kreuzung statt und zwar noch auf grossen Entfernungen, denn der Blütenstaub wird vom Wind sehr leicht transportirt.

Die Versuche fingen an im Jahre 1888. Schon die Ernte der ersten Auslese machte wahrscheinlich, dass ich den Zweck erreichen würde. In den folgenden Jahren wurde die Samenauslese stets wiederholt, und die rothe Rasse kann schon jetzt fast als constant betrachtet werden, indem die bläulich-schwarze nicht sehr weit mehr davon entfernt ist.

Hierzu ist es der Mühe werth zu erwähnen, dass das Resultat der Auslese hauptsächlich darin besteht, dass in der rothen Rasse die andersfarbigen Körner an Zahl abnehmen, während in der anderen Varietät die blaugrünen sehr stark zu überwiegen anfangen. Die Farbe selbst wird bei der Auslese nicht viel intensiver. Schon in dem ursprünglichen Gewächse fanden sich Körner, die ebenso stark roth oder bläulich gefärbt waren, als diese jetzt in den beiden Rassen gefunden werden. Nur waren also im ursprünglichen Gewächse die reinen einfarbigen Körner viel seltener.

Schon im ersten Versuchsjahr säete ich auch rothen und blauschwarzen Roggen gemischt, und schon damals beobachtete ich, dass es wahrscheinlich sei, dass bei diesen Roggenvarietäten directer Einfluss des Pollens vorkomme.

Um Sicherheit zu gewinnen, handelte ich folgender Weise.

Ausser den Hauptpartien von rothem und blauschwarzem Roggen wurden von jeder dieser Varietäten noch 20 sehr schöne Körner in grosse eingegrabene Blumentöpfe ausgesät und zwar in jeden Topf zwei. Entwickelten sich beide Körner, dann wurde später die schwächste der beiden Pflanzen weggenommen, so dass nur noch eine Pflanze sich in jedem Topf befand. Von diesen Topfgewächsen wurden später 4—5 jeder Varietät für die Versuche verwendet.

An jeder Versuchspflanze wurde mit zwei Aehren experimentirt, eine wurde mit Pollen der eigenen Varietät künstlich bestäubt, die zweite mit Pollen der andersfarbigen Rasse. Um keinen anderen Pollen als den für die Bestäubung bestimmten zuzulassen, wurden die Aehren in sehr zweckmässige Röhren (siehe Taf. XXIII, Fig. 1) eingeschlossen. Diese bestehen aus einem kupfernen Rahmen, der grösstentheils mit dichtem Tuch bekleidet ist; an einer Seite jedoch wird der Verschluss von einer Glasplatte hergestellt. An beiden Enden ist die Röhre mit Wattenpropfen versehen, während die obere Oeffnung noch mit einer Art zinkenigen Becher gegen Regen geschützt wird. In dem anderen Ende der Röhre steckt der Halm, mit dessen Aehre experimentirt werden soll. Diese Röhren werden befestigt an einem Stock mittelst der in Fig. 2 gesondert dargestellten Klemme. Diese ermöglicht, die Röhre schnell und sicher in die erforderliche Stellung zu bringen, und gestattet auch beim Wachsthum der Halme die Stellung der Röhre ohne vielen Zeitaufwand zu ändern. Die Glasplatte dient natürlich dazu, um die Entwicklung der eingeschlossenen Aehre zu beobachten, und also die richtige Zeit für die Bestäubung wählen zu können. Die theilweise Bekleidung mit Tuch bezweckt, den Innenraum trocken zu halten. — Es empfiehlt sich noch, den zwischen Erde und Röhre befindlichen Theil des Halmes anzubinden, weil man sonst Gefahr läuft, dass bei starkem Wind die Aehre aus der Röhre gerissen wird.

Mittelst des beschriebenen Apparates wird nun die Kreuzung leicht ausgeführt. Der Roggen ist ja zur Selbstbefruchtung sehr wenig geneigt. Von fremdem Pollen abgeschlossene Aehren geben keine oder nur sehr vereinzelte Körner. Diese Eigenthümlichkeit des Roggens habe ich selber mehrmals controlirt, und zwar nicht nur an anderen Rassen, sondern auch an den Varietäten, die mir zu meinen Versuchen dienten. Zur Kreuzung brauche ich also bei dieser Pflanze nicht zu castriren, ich habe nur für Bestäubung Sorge zu tragen. Ob unter den geernteten Körnern sich auch einige befinden, die durch Selbstbestäubung entstanden sind, schadet nicht; etwaige durch Kreuzung hervorgerufene Farbenunterschiede könnten nur stärker sich zeigen, wenn die durch Selbstbefruchtung gebildeten Körner fehlten. Jetzt, nun einige nicht durch Kreuzung gebildete Körner in der Ernte der Versuchsähren vorhanden sein können, könnte etwaig vorhandener directer Einfluss des Pollens etwas zu gering geschätzt, aber nicht zu hoch beurtheilt werden.

Die Aehren, die ich zu kreuzen wünsche, bestäube ich zwei- bis dreimal täglich, wenn genügend Pollen zu bekommen ist. Um diesen zu erhalten, suche ich jeden Tag zwei- bis dreimal Aehren mit Blüthen, die im Begriff sind sich zu öffnen, was bei einiger Uebung mit ziemlicher Sicherheit aus dem Grade der Entwicklung der Staubgefässe abgeleitet werden kann. Oefters auch werden Aehren angetroffen, die soeben angefangen haben sich zu öffnen. Die gesammelten Aehren derselben Rasse lege ich einige Zeit zwischen Papierblätter auf einen Tisch; nach einigen Stunden kann dann gewöhnlich eine genügende Menge Pollen auf einige Pappschachteln vertheilt werden. Bei der Bestäubung habe ich dann einfach eine der beschriebenen Röhren oben zu öffnen und den Inhalt einer der Schachteln hinein zu schütten. Zum Ueberfluss befestige ich dann auch noch eine oder zwei der Aehren, die den verwendeten Pollen lieferten, oben in die Röhre, indem ich einen Theil des Stiels in den Wattepfropfen stecke; später hinausfallender Pollen kann dann auch noch Bestäubung bewirken.

Wenn das Wetter ein wenig mithilft und wenn eine grosse Anzahl Pollen liefernde Pflanzen zur Verfügung stehen, ist es nicht schwer auf diese Weise eine grosse Anzahl durch Kreuzung gebildete Körner zu bekommen. Wenn jedoch, wie es in den letzten Jahren meistens der Fall, die Blüthen an einer Aehre und an Aehren verschiedener Pflanzen nicht wenigstens in kurzer Zeit nacheinander aufblühen, dann ist es ein ziemlich zeitraubendes Geschäft, 10—20 Fruchstäben zu bekommen, zumal wenn, wie bei meinen Experimenten, in Folge fortwährender strenger Auslese nicht viel Pollen lieferndes Material vorhanden ist.

Namentlich in den beiden letzten Jahren erhielt ich durch Kreuzung Aehren, die reichlich mit Früchten besetzt sind und zwar im Ganzen 30, herkünftig von sieben Pflanzen der rothen und von acht der blauschwarzen Rasse. Nur bei einer Aehre sind die Körner nicht gut ausgebildet — und von diesem Ausnahmefall wird später näher die Rede sein —, sonst sind sie von normaler Form und Grösse und gut ausgereift. Es lässt sich weiterhin Folgendes daran beobachten.

Diejenigen, welche durch Bestäubung von roten Roggen mit Pollen derselben Varietät gebildet wurden — in der Folge wird diese Bestäubung oder die dadurch erhaltene Körnerpartie mit  $R \varphi \times R \sigma$ ,

die andere mit  $R \varphi \times S \sigma$  notirt werden —, stimmen untereinander und mit den gewöhnlichen Körnern der roten Rassen sehr gut überein. Wenn man sie gleichmässig mischte und daraus Partien bildete, die jede aus soviel Körnern bestanden, als thatsächlich aus den einzelnen Aehren gewonnen wurden, dann würden jene Gruppen von den zuletzt erwähnten, factisch vorhandenen kaum abweichen. Jede dieser nach gleichmässiger Mischung gebildeten Partien könnte also ebenso gut zur Vergleichung mit der an einer Aehre gebildeten Partie  $R \varphi \times S \sigma$  dienen, als die Körner  $R \varphi \times R \sigma$ , die wirklich an der Pflanze entstanden, welche die betrachtete Partie  $R \varphi \times S \sigma$  lieferte.

Der grösseren Sicherheit wegen wurden aber immer die an derselben Pflanze entstandenen Gruppen  $R \varphi \times R \sigma$  und  $R \varphi \times S \sigma$  verglichen.

Bei diesem Vergleich stellt sich heraus, dass bei sechs von den sieben Pflanzen — deren drei im Jahre 1891, vier im Jahre 1892 gezogen wurden — die Gruppe  $R \varphi \times S \sigma$  bläulich-schwärzer ist als die entsprechende Gruppe  $R \varphi \times R \sigma$ . Ueber den einzigen Ausnahmefall, bei welchen beide Gruppen gleich röthlich sind, ist sofort weiter zu bemerken, dass die Partie  $R \varphi \times S \sigma$  dieser zwei gerade die schon oben erwähnte abnormale ist, bei der die Körner nicht gut ausgebildet sind, während auch noch bei ihr der Körneransatz geringer ist als gewöhnlich (17 Früchte gegen 35—45 in den anderen Fällen). Bei zwei Pflanzen sind alle, bei noch zwei fast alle Körner einer Partie  $R \varphi \times S \sigma$  bläulich-schwärzer als die der Partie  $R \varphi \times R \sigma$ . Ausser der auf den schon erörterten Ausnahmefall sich beziehenden Pflanze restiren dann noch zwei. Bei diesen sind in der Partie  $R \varphi \times S \sigma$  neben dunkleren Körnern auch andere vorhanden, die gleich röthlich sind als die der Partie  $R \varphi \times R \sigma$ . Da aber jedes Korn durch einen Befruchtungsact entsteht, und da also jedes Korn das Resultat eines Versuches ist, könnten aus sämmtlichen Partien  $R \varphi \times S \sigma$  die Körner, welche bläulich-schwärzer sind als die der Gruppen  $R \varphi \times R \sigma$ , herausgesucht werden. Sie würden, verglichen mit der anderen, bei welchen die Farbe mit der der Gruppe  $R \varphi \times R \sigma$  übereinstimmt, eine überwiegende Mehrzahl bilden. Da pro Aehre 35—45 Körner gebildet wurden, erhielt man auf diese Weise eine beträchtliche Anzahl Fälle, wo bei Bestäubung von rothem mit blauschwarzem Roggen Körner gebildet

waren, die in ihrer Farbe mehr oder weniger mit dem Vater übereinstimmten. Bei einem in diese Richtung ausgeführten Versuche wurden in den sieben Partien  $R \varnothing \times S \sigma$  185 Körner gezählt, die dunkler sind als die der Partien  $R \varnothing \times R \sigma$ ; es blieben dann noch 85 Körner übrig, bei welchen dies nicht wahrgenommen werden konnte. Ich wünsche aber, diesem Resultat nicht zuviel Werth beizulegen, denn es ist bisweilen schwierig, die Farbe der einzelnen Körner richtig zu beurtheilen. Um zu zeigen, dass directer Einfluss des Pollens wirklich bisweilen vorkommt, ist es aber sehr genügend, wenn darauf hingewiesen werden kann, dass in sechs von den sieben oben erwähnten Fällen  $R \varnothing \times S \sigma$  deutlich bläulich-schwärzer ist, als die entsprechende Partie  $R \varnothing \times R \sigma$ .

Um jeden Zweifel, der über dieses Resultat geäußert werden könnte, zu beseitigen, habe ich einem meiner Schüler, der gut zeichnet und malt und der Farben leicht unterscheidet, der aber von meinen Versuchen nichts wusste, eins der Paare Körner-Partien  $R \varnothing \times R \sigma$  und  $R \varnothing \times S \sigma$ , wobei der Farbenunterschied am Geringsten ist, vorgehalten und ihn gebeten, mir zu sagen, ob die Körner gleich gefärbt seien. Er antwortete sofort, dass in der einen (es war die Partie  $R \varnothing \times S \sigma$ ) mehr blau stecke.

Man hat mir gerathen, die Farbenunterschiede der einzelnen Körner mittelst einer Farbenscale genau zu bestimmen, damit Jeder näher in den Stand gesetzt werde, die Resultate zu beurtheilen. Es scheint mir dies jedoch auch nach von sachverständiger Seite eingezogenen Erkundigungen kaum möglich. Lieber gebe ich noch die Abbildung von zwei Körnerpaaren; bei dem einen (Taf. XXIII, Fig. 3 und 4) gehört der Farbenunterschied zu den grössten, die gefunden werden, bei dem anderen [Fig. 5 u. 6<sup>1)</sup>] zu den geringsten, die noch gut unterscheidbar sind. —

Bei dem blauschwarzen Roggen ist der Einfluss des männlichen Elements viel weniger deutlich. Von den 16 bei dieser Varietät gewonnenen Körnerpartien ist nur in drei Fällen  $S \varnothing \times R \sigma$  röthlicher als die entsprechende Partie  $S \varnothing \times S \sigma$ . In den anderen Fällen sind beide Partien einer Pflanze gleich gefärbt, niemals — und hierauf ist natürlich besonderer Werth zu legen — ist  $S \varnothing \times S \sigma$  röthlicher als  $S \varnothing \times R \sigma$ .

---

1) Diese beide Letzteren sind in etwas grösserem Maassstabe gezeichnet.

Vielleicht wäre man geneigt zu behaupten, dass dieses Resultat den Werth des anderen vermindere. In Wirklichkeit ist dies jedoch nicht der Fall. Wie schon bemerkt, ist auch bei ausgewachsenen Hybriden nicht immer  $a \varphi \times b \sigma = b \varphi \times a \sigma$ . Der Pollen der blauschwarzen Varietät kann sehr gut directen Einfluss auf die rothe ausüben, ohne dass der der rothen Varietät dies auch auf die blauschwarze zu thun braucht. Die andere Serie würde noch ihren Werth behalten, wenn überall  $S \varphi \times R \sigma$  mit  $S \varphi \times S \sigma$  gleich gefärbt wäre<sup>1)</sup>, und dies ist nicht einmal der Fall, denn bei drei Pflanzen ist die Partie  $S \varphi \times R \sigma$  röthlicher als die andere. —

Welche Theile ausserhalb des Keimes sind es jedoch bei unserem Roggen, die unter dem Einflusse des männlichen Elementes stehen können? Mit Sicherheit habe ich ihn über die Grenzen des Samens hinaus nicht beobachtet. Die dunkle Farbe der Körner, welche durch die Art der Bestäubung zu- oder abnimmt, ist nämlich, wie der mikroskopische Befund zeigte, hauptsächlich abhängig von dem Maasse, worin die Aleuronschicht einen blauvioletten Farbstoff enthält, und bekanntlich ist diese Schicht von dem Keimsack herköünftig. —

Zuletzt möchte ich noch in aller Kürze die Frage berühren, inwieweit etwas zur Erklärung des directen Einflusses des Pollens vorgebracht werden könnte.

In der letzten Zeit wurde von Guignard<sup>2)</sup> wahrscheinlich gemacht, dass bei der Befruchtung nicht ausschliesslich ein Kern als männliches Element aus dem Pollenschlauche in die Eizelle übergeht. Man fragt sich nun, ob nicht vielleicht der directe Einfluss des Pollens herrührt von Stoffausscheidung Seitens der Pollenröhre in die Umgebung der Eizelle. Nothwendig wäre dies jedoch natürlich nicht, denn alle dergleichen extra-embryonalen Aenderungen könnten durch Vermittelung des Keimes erfolgen. Als Beispiele von „directem“ Einfluss des Pollens auf Samenfarbe sind dann immerhin Beispiele, wie die an Gramineen gelieferten, wo der

---

1) Thatsächlich kommt es nach Körnicke beim Mais vor, dass blaue Farbe durch directen Einfluss des Pollens übergebracht wird, weisse oder gelbe aber nicht (Körnicke, l. c., S. 348).

2) Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Annales des sciences naturelles, T. XIV.

eigentliche Keim einen nur so kleinen Theil des ganzen Kornes einnimmt, interessanter als diejenigen, wo zwar der Samen unter dem Einfluss des Pollens geändert wird, aber wo der extra-embryonal veränderte Theil mit dem Keim fast überall in unmittelbarer Berührung steht. Hier könnte viel eher daran gedacht werden, dass die aufgetretene Aenderung nur die Folge einer Aenderung des Keimes wäre.

Wageningen, Frühjahr 1893.

---





# Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XXV.

	Seite
<b>S. Schwendener und G. Krabbe.</b> Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längszunahme wachsender Organe . . . . .	323
Einleitung . . . . .	323
Eigene Untersuchungen . . . . .	335
I. Beispiele, die eine Vertheilung des Längenwachsthum's über eine verhältnissmässig lange Zone zeigen . . . . .	336
a) Internodien des Hopfens . . . . .	338
b) Blattstiele und Sprossinternodien von <i>Aconitum Lycoctonum</i> . . . . .	343
c) Blattstiele von <i>Peucedanum officinale</i> und <i>Alchemilla vul-</i> <i>garis</i> . — Blütenstiele von <i>Actaea spicata</i> und <i>Aquilegia</i> <i>vulgaris</i> . . . . .	348
II. Localisirung des Längenwachsthum's auf eine kurze Zone . . . . .	352
III. Schluss . . . . .	360
<b>A. Tschirch.</b> Ueber die Bildung von Harzen und ätherischen Oelen im Pflanzenkörper . . . . .	370
<b>Ludwig Koch.</b> Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Mit Tafel XV—XXII . . . . .	380
Eigene Untersuchungen . . . . .	385
I. Bäume und Sträucher . . . . .	385
1. <i>Syringa vulgaris</i> L. . . . .	385
2. <i>Viburnum Opulus</i> L. . . . .	409
3. <i>Berberis vulgaris</i> L. . . . .	410
4. <i>Acer Pseudoplatanus</i> L. . . . .	416
5. <i>Philadelphus Gordonianus</i> Lindl. . . . .	419
6. <i>Sambucus nigra</i> L. . . . .	422
7. <i>Punica Granatum</i> L. . . . .	424
8. <i>Rhus Cotinus</i> L. . . . .	424
9. <i>Prunus Persica</i> Jess. . . . .	426
10. <i>Ficus Carica</i> L. . . . .	427

	Seite
11. Calycanthus floridus L. . . . .	427
12. Fuchsia hybrida . . . . .	430
13. Robinia glutinosa Curt. . . . .	431
II. Schlingende und kletternde Pflanzen . . . . .	438
1. Aristolochia Sipho L'Hérit . . . . .	438
2. Tamus communis L. . . . .	443
3. Smilax rotundifolia L. . . . .	444
4. Calystegia sepium R. Br. . . . .	445
5. Clematis Vitalba L. . . . .	447
6. Lonicera Periclymenum L. . . . .	447
7. Humulus Lupulus L. . . . .	448
8. Pharbitis hispida Chois. . . . .	448
III. Die Stauden . . . . .	450
1. Phlox paniculata L. . . . .	450
2. Rubia tinctorum L. . . . .	451
3. Lysimachia ciliata L. . . . .	451
4. Lillium camtschaticense L. . . . .	452
5. Dianthus chinensis L. . . . .	453
IV. Einjährige Pflanzen . . . . .	454
1. Tinantia fugax Scheidw. var. erecta Doum. . . . .	454
2. Nicotiana rustica L. . . . .	454
3. Zinnia elegans Jacq. . . . .	455
4. Silene noctiflora L. . . . .	455
5. Linum usitatissimum L. . . . .	455
6. Cannabis sativa L. . . . .	456
7. Impatiens Balsamina L. . . . .	457
V. Wasserpflanzen . . . . .	461
1. Hippuris vulgaris L. . . . .	461
2. Myriophyllum proserpinacoides Gill. . . . .	461
3. Potamogeton crispus L. . . . .	462
4. Ranunculus aquatilis L. . . . .	463
Zusammenfassung . . . . .	465
Erklärung der Abbildungen . . . . .	481

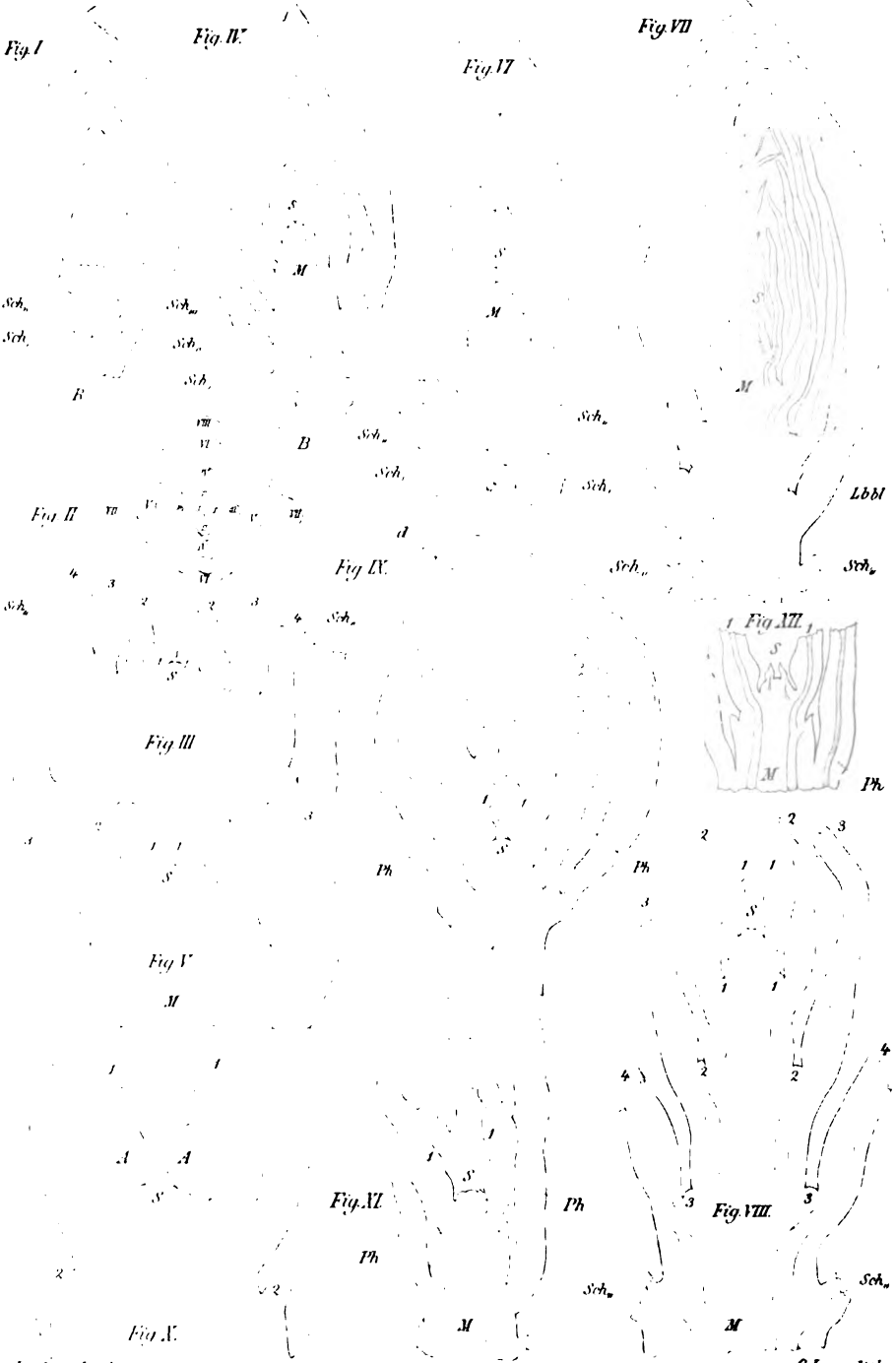
**Dr. E. Giltay.** Ueber den directen Einfluss des Pollens auf Frucht- und Samenbildung. Mit Tafel XXIII . . . . . 489

Fig. I

Fig. II

Fig. IV

Fig. VII



Ludwig Koch, q. x.

C. Lore lith.



Fig V

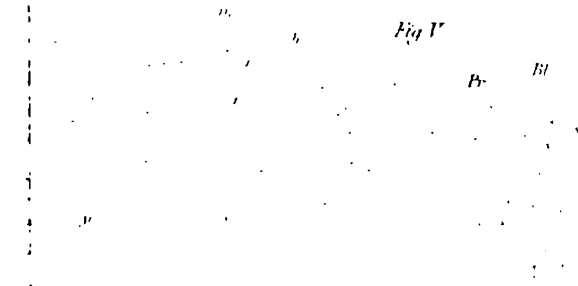


Fig VII

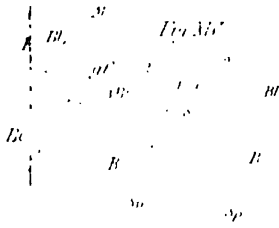


Fig VIII

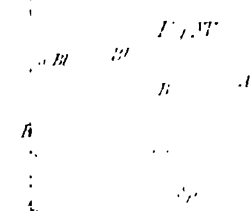
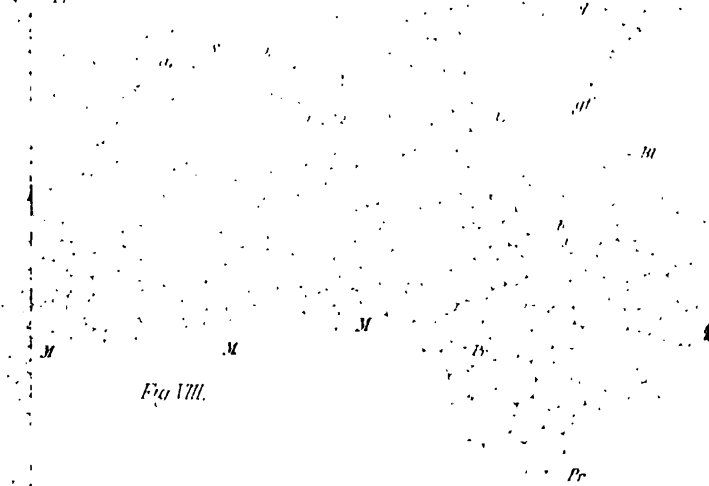


Fig VIII



Pr

Long

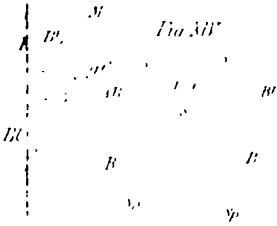
Chamber



Fig. 1'



*Dea III'*



1917

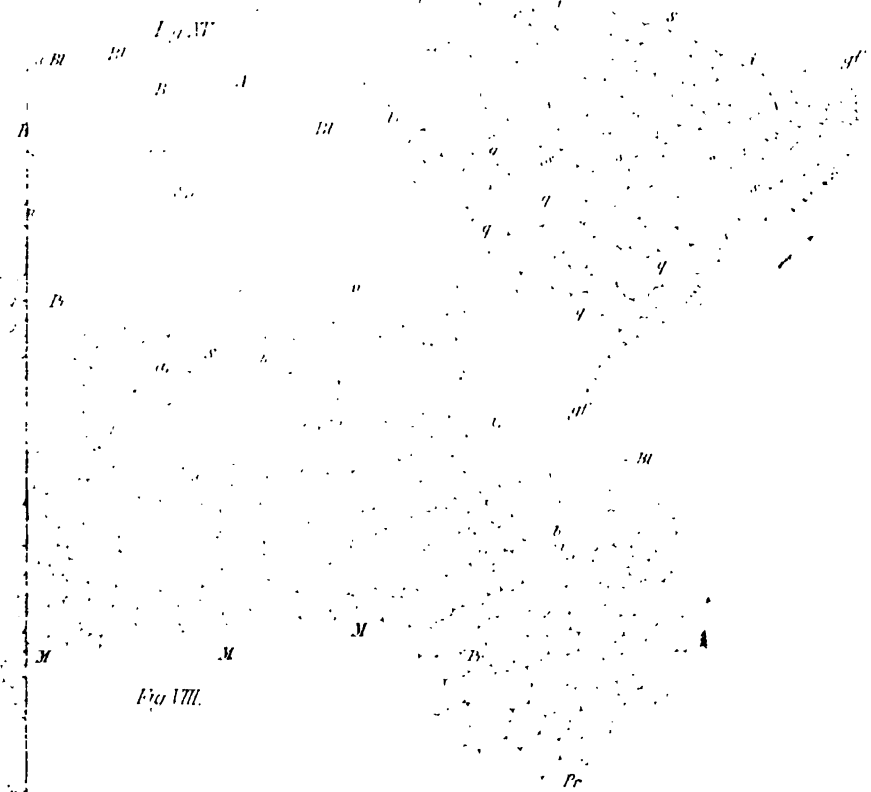


Fig. 17M.





Fig 1'

$$P, \quad R!$$

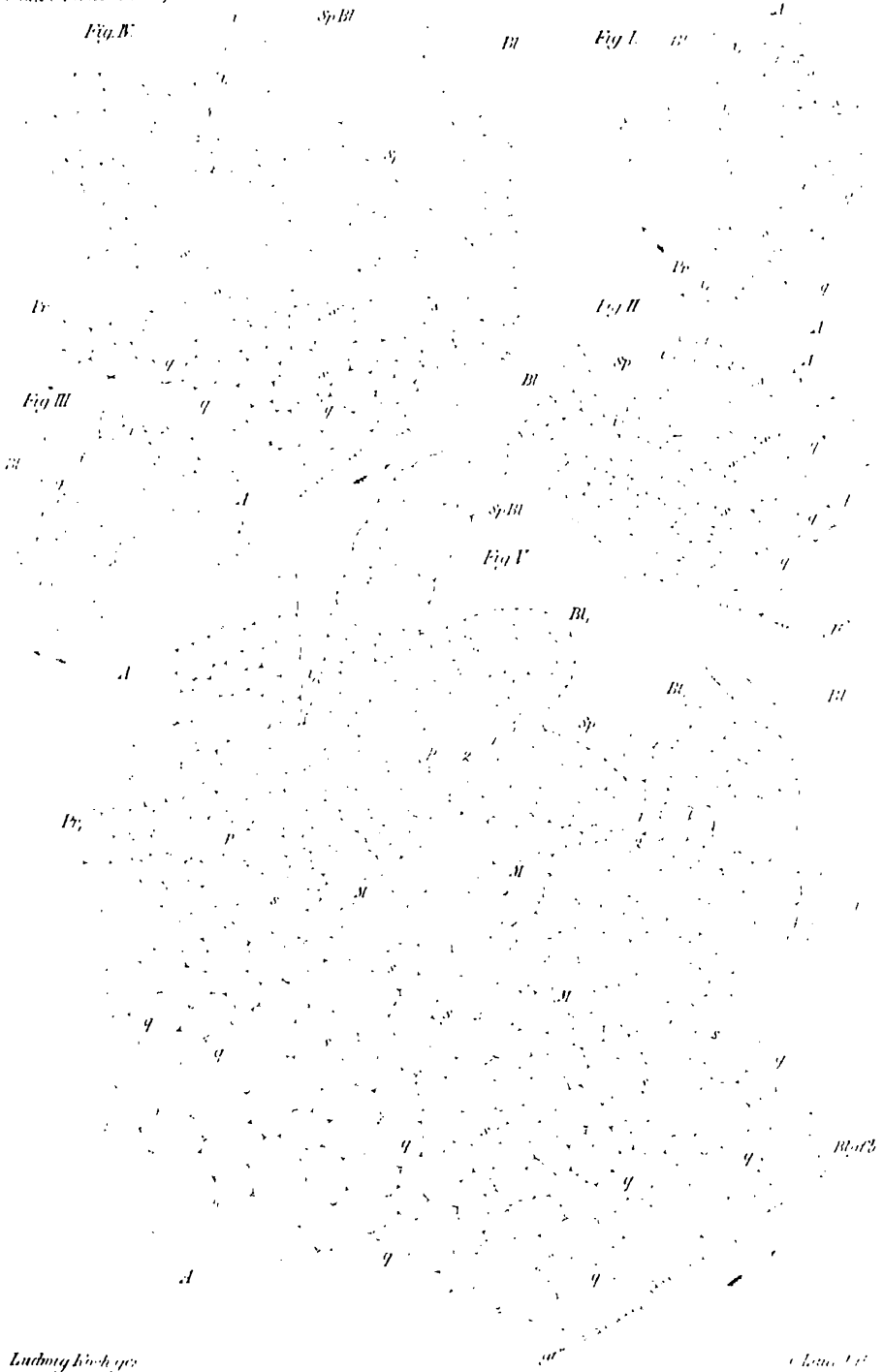
*Illeg. M.*

17.37

Fig 17M.

*Chrysomelids*

















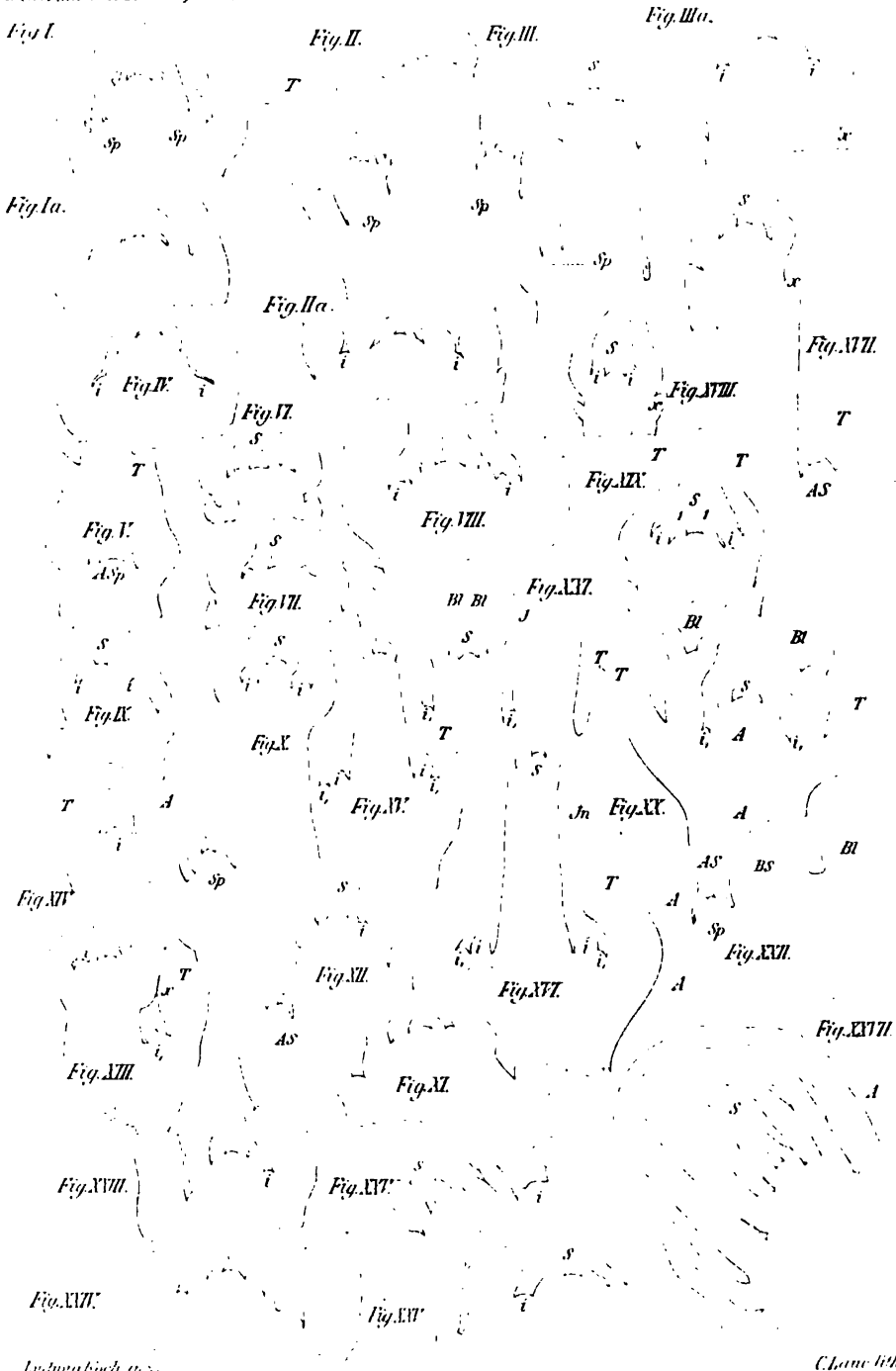




Fig. 1.

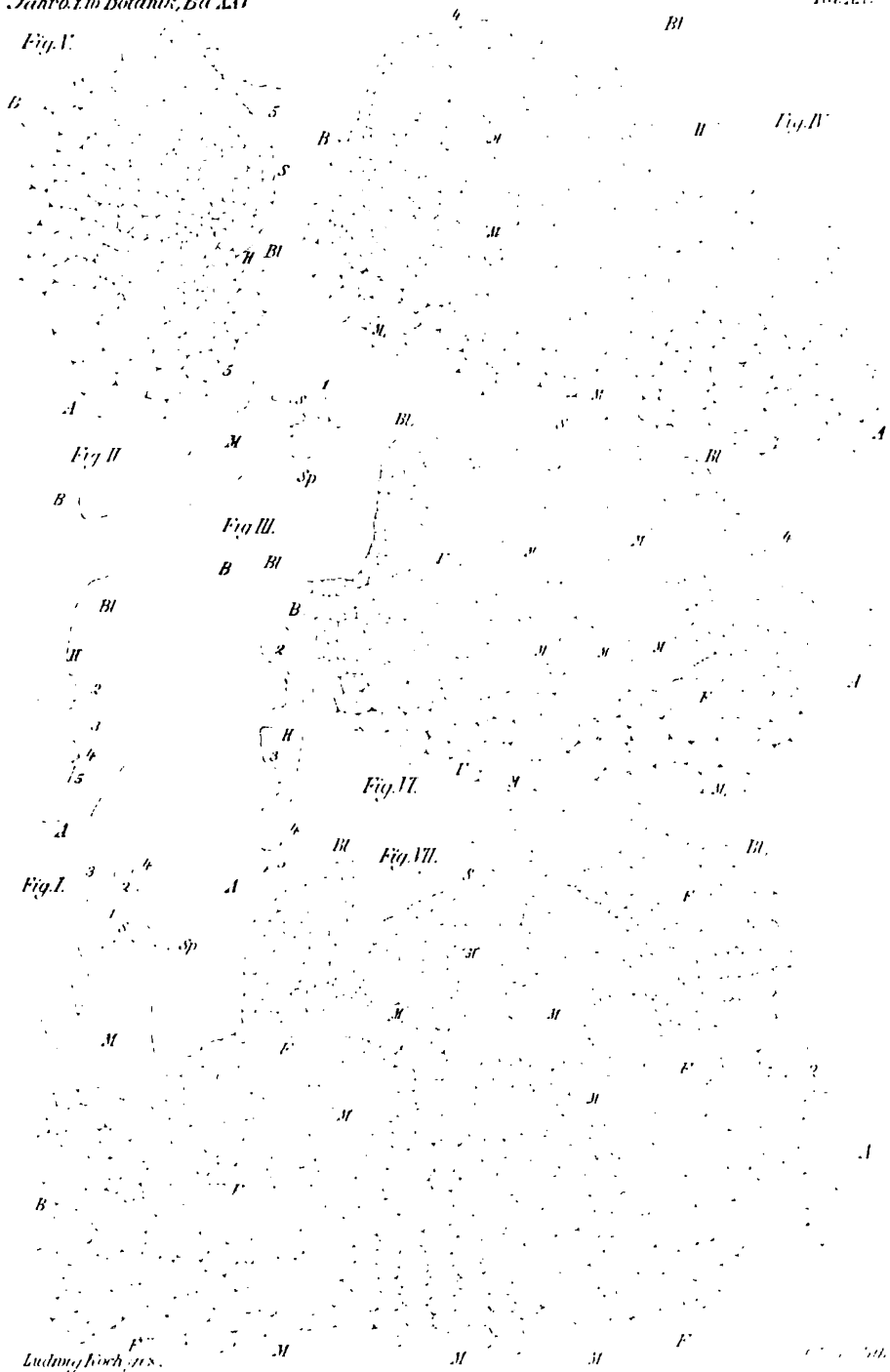

$$I_{i,j}N$$

Fig 11

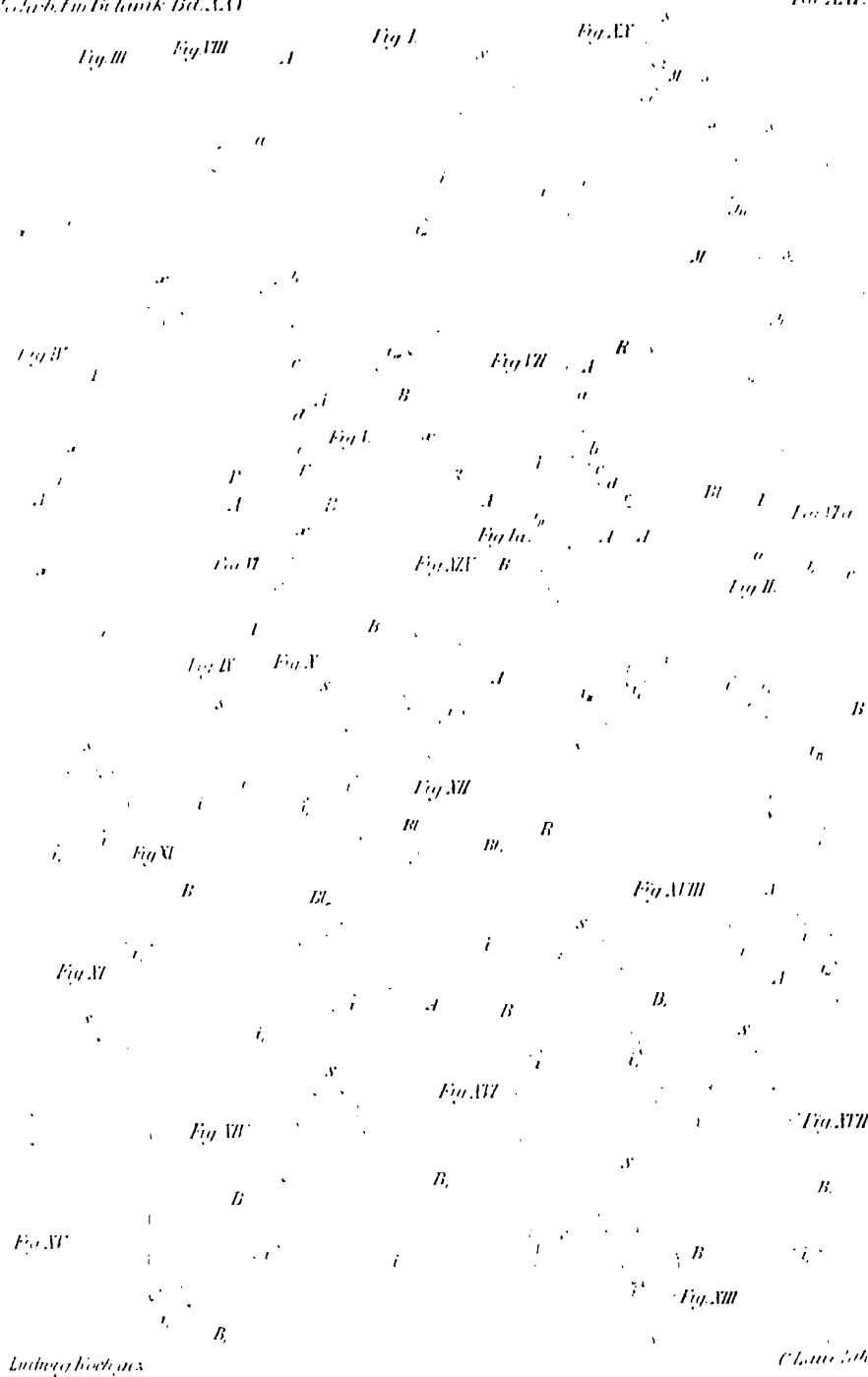
Fig. 14.

*Fig. 17.*

Fig. 171.

*Fig. 1.*







1

1

1





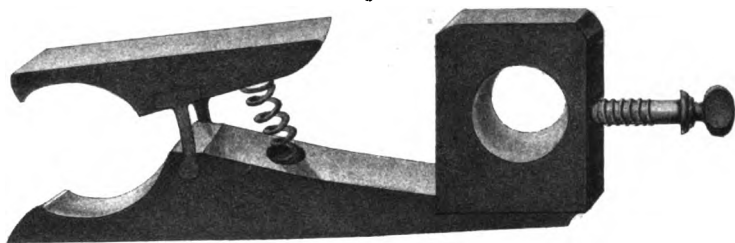
1

1

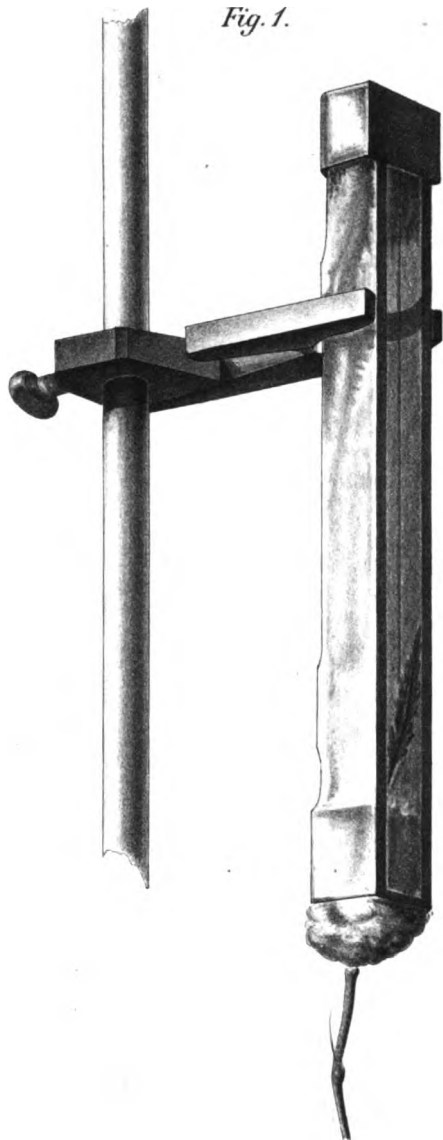
1

1





*Fig. 1.*



*Fig. 3.*



*Fig. 4.*



*Fig. 5.*



*Fig. 6.*



*C. Laue lith.*



## Inhalt des vorliegenden 3. Heftes, Band XXV.

	Seite
<b>S. Schwendener und G. Krabbe.</b> Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe . . . . .	323
<b>A. Tschirch.</b> Ueber die Bildung von Harzen und ätherischen Oelen im Pflanzenkörper . . . . .	370
<b>Ludwig Koch.</b> Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Mit Tafel XV—XXII . . . . .	380
<b>Dr. E. Giltay.</b> Ueber den directen Einfluss des Pollens auf Frucht- und Samenbildung. Mit Tafel XXIII . . . . .	489

## Inhalt der vorhergehenden Hefte 1 u. 2, Band XXV.

	Seite
<b>Anton Amm.</b> Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen. Mit Tafel I und II . . . . .	1
<b>Wilhelm Spatzler.</b> Ueber das Auftreten und physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. Mit Tafel III . . . . .	39
<b>Georg Kayser.</b> Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Mit Tafel IV—VII . . . . .	79
<b>Hermann Vöchting.</b> Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Mit Tafel VIII—X . . . . .	149
<b>Heinrich Walliczek.</b> Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Mit Tafel XI—XIII . . . . .	209
<b>Dr. H. Klebahn.</b> Zur Kritik einiger Algengattungen. Mit Tafel XIV . . . . .	278

Correspondenten und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntnissnahme, dass meine gegenwärtige Adresse ist:

**Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.**

Im October 1893.

**Pringsheim.**

Wir sind beauftragt zu **verkaufen:**

# Pringsheim's Jahrbücher

Band I—XXIV.

complete Exemplar

und sehen Angeboten entgegen.

Berlin.

Gebrüder Borntraeger.

---

## Preisherabsetzung.

### **Just's botanischer Jahresbericht.**

Band I—XV. Jahrgang 1873—1887. Ladenpreis 625 Mark  
**wird auf 350 Mark herabgesetzt.**

### **Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik.**

Band XIV—XXI. Jahrgang 1883—1890. Ladenpreis 373 Mark  
**wird auf 240 Mark herabgesetzt.**

### **Jahrbuch des K. Botan. Gartens und des Botan. Museums in Berlin.**

Band I—V (1881—1889). Ladenpreis 80 Mark  
**wird auf 35 Mark herabgesetzt.**

Einzelne Hefte und Bände behalten den früheren Ladenpreis, doch ist jede Buchhandlung in den Stand gesetzt, wenn zur **Completirung eines Exemplars einzelne Hefte aus diesen Jahrgängen** im Gesamtladenpreise von mindestens 60 Mark für jede Zeitschrift auf einmal bezogen werden, einen

**Extra-Rabatt von 20 pCt.**

zu gewähren.

Berlin W.,  
Karlsbad 15.

**Gebrüder Borntraeger**  
Ed. Eggers.

---

Das reichhaltige Herbarium des verstorbenen schwedischen Botanikers **C. F. Nyman** ist zu verkaufen. Offerten an **J. Lindquist**, Gref-Magnigatan 18, Stockholm.

---

Diesem Hefte liegt bei ein **antiquarisches Angebot werthvoller botanischer Werke** von **Gustav Fock** in Leipzig.

# JAHRBÜCHER

für

## wissenschaftliche Botanik.

---

Herausgegeben

von

**Dr. N. Pringsheim.**

---

**Fünfundzwanzigster Band. Viertes Heft.**

Mit 6 lithographirten Tafeln.

---

**Berlin, 1893.**

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.





# **Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts.**

Von

**E. Palla.**

Mit Tafel XXIV und XXV.

---

## **I.**

Seit dem Erscheinen von Zacharias' umfassender Arbeit „Ueber die Zellen der Cyanophyceen“ (Botanische Zeitung 1890) ist der Bau des Cyanophyceen-Protoplasts bereits wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen seitens verschiedener Forscher gewesen. Zacharias kommt bekanntlich zu dem Resultate, dass der Protoplast der Cyanophyceenzelle aus einem peripheren gefärbten Theile von anscheinend homogener Beschaffenheit und einer centralen ungefärbten Partie von gerüstartiger oder granulirter Structur besteht. Das periphere Protoplasma unterscheidet sich, „wenn man von seinem Gehalt an Farbstoffen absieht, nicht von dem Zellprotoplasma höherer Pflanzen“<sup>1)</sup>; die bekannten augenfälligen „Körner“ der Cyanophyceen treten ausschliesslich in ihm auf. In der Centralpartie konnte Zacharias zwei verschiedenartig reagirende Substanzen nachweisen, von denen die eine fast immer vorhanden ist und ihren Reactionen nach zu den Plastinen gehört, während die andere, die „Centralsubstanz“, sich in ihrem chemischen Verhalten an das Nuclein typischer Zellkerne anschliesst, jedoch keinen constanten Bestandtheil der Centralpartie bildet, wie das Nuclein der Zellkerne, son-

---

1) a. a. O., S. 65.

dern bald in reicherem, bald in geringerem Maasse vorhanden sein, ja unter bestimmten Kulturbedingungen gänzlich zum Verschwinden gebracht werden kann. „Im Centraltheil mancher Zellen wurden Körner vom Aussehen der Nucleolen beobachtet. Dieselben enthielten kein Nuclein und wichen in ihren Reactionen (soweit geprüft) nicht von denjenigen der Nucleolen höherer Pflanzen ab<sup>1)</sup>. Bezüglich des morphologischen und physiologischen Werthes des Centraltheiles sagt Zacharias: „Jedenfalls unterscheidet sich der Centraltheil der Cyanophyceenzelle in seinem ganzen Verhalten erheblich von den genauer untersuchten Zellkernen anderer Organismen. Inwieweit ersterem etwa Zellkernfunctionen zukommen, ist bei unserer geringen Kenntniss dieser Functionen nicht zu sagen, doch mag an dieser Stelle noch hervorgehoben werden, dass der Mangel eines den Kerngerüsten anderer Organismen gleichartigen Gebildes bei den Cyanophyceen zusammentrifft mit dem Fehlen der geschlechtlichen Fortpflanzung, bei welcher dem Nucleingerüst der Zellkerne, wie man gegenwärtig mit Grund vermuthet, eine wichtige Aufgabe zufällt<sup>2)</sup>. Eine farblose Hautschicht konnte Zacharias nicht nachweisen, lässt aber die Frage nach einem eventuellen Vorkommen einer solchen offen<sup>3)</sup>. Endlich constatirt Zacharias das Vorhandensein von Vacuolen in manchen Cyanophyceen-Protoplasten, hält jedoch das Auftreten derselben für den Beginn des Absterbens der Zellen, die Vacuolen also für anormal<sup>4)</sup>.

Fast gleichzeitig mit Zacharias' Publication sind die Arbeiten von Bütschli<sup>4)</sup> und Deinega<sup>5)</sup> erschienen. Bütschli untersuchte den Protoplastenbau verschiedener Bakterien, wie *Chromatium Okenii* und *vinosum*, *Ophidomonas jenensis*, *Bacterium lineola*, *Spirochaete serpens*, *Beggiatoa alba*, *media* und *mirabilis*, *Spirillum undula*, *Cladothrix* und einiger unbestimmten Arten und von Cyanophyceen den einiger Oscillarien und eines Aphanizomenon. Uebereinstimmend fand er bei *Chromatium*, *Ophidomonas*, *Bacterium lineola* und einer

---

1) a. a. O., S. 66.

2) a. a. O., S. 67.

3) a. a. O., S. 9.

4) Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.

5) Der gegenwärtige Zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycocchromaceen (Bulletin de la société impér. des naturalistes de Moscou, Jahrg. 1891, S. 431).

ähnlichen Art, Spirochaete und Beggiatoa, sowie bei den untersuchten Cyanophyceen den Protoplast differenzirt in einen grossen farblosen Centralkörper und in eine schmale periphere, bei Chromatium Okenii, Ophidomonas jenensis und den Cyanophyceen gefärbte, sonst farblose Rindenschicht; bei Spirillum undula, Cladothrix und verschiedenen anderen unbestimmten Bakterien-Arten tritt die Rindenschicht nur an den beiden Polen des gestreckten Centralkörpers auf oder lässt sich überhaupt nicht mit Sicherheit nachweisen. Centralkörper wie Rindenschicht zeigen einen wabigen Bau. Im Centralkörper, und zwar in den Knotenpunkten des Wabengerüstes, vor Allem in der peripheren Lage desselben, stellt Bütschli das Vorkommen von kleinen Körperchen fest, welche beim Färben mit Hämatoxylin im Gegensatze zu dem sich blau tingirenden Wabengerüste roth gefärbt erscheinen und nach Behandlung mit künstlichem Magensaft nicht mehr nachzuweisen sind; einzelne dieser „rothen Körnchen“ können aber auch in der Rindenschicht auftreten. In der Rindenschicht der Oscillarien beobachtete Bütschli in den meisten Fällen das Vorhandensein häufig ziemlich grosser Körner, welche besonders den Trennungswänden der Zellen zu beiden Seiten angelagert zu sein pflegen; dieselben färben sich nicht mit Hämatoxylin<sup>1)</sup> und sind daher nicht mit den gelegentlich in der Rindenschicht auftretenden „rothen Körnchen“ zu verwechseln, speichern dagegen sehr intensiv Eosin auf. Was die Deutung des Centralkörpers anbelangt, so hält Bütschli denselben mit aller Bestimmtheit für einen Zellkern und identificirt die in ihm vorkommenden „rothen Körnchen“ mit den Chromatinkörnchen der typischen Zellkerne, wobei er aber auf die chemische Verschiedenheit beider aufmerksam macht<sup>2)</sup>.

A. Fischer<sup>3)</sup> bezweifelt es, dass Bütschli in den „Centralkörpern“ wirkliche Differenzirungen des Protoplasts vorgelegen haben, sondern glaubt, dass in denselben bloss durch Plasmolyse hervorgerufene Kunstproducte zu erblicken sind. Er sagt nämlich auf S. 68 seiner Abhandlung: „Nun kommt es bei der Plasmolyse gewöhnlicher Pflanzenzellen gar nicht selten vor, dass zwar die Hauptmasse des Protoplasmas von der Wand allseitig sich ablöst, dass

1) Im Gegensatze zu Zacharias' Angaben.

2) Die echten Chromatinkörnchen sind in künstlichem Magensaft unlöslich.

3) Die Plasmolyse der Bacterien (Ber. d. k. sächs. Gesell. d. Wiss. Math.-Phys. Cl. 1891, S. 52).

aber einzelne, sehr feine Protoplasmafäden, welche in die Poren der Zellwand sich fortsetzen, nicht mit contrahirt werden, sondern erhalten bleiben. Sie stellen dann gewissermassen Verbindungsfäden zwischen dem contrahirten Protoplasma und der Wand dar. Solche Bilder scheint mir nun Bütschli bei den Oscillarien vor sich gehabt zu haben; die feinwabige Rindenschicht, welche nach Bütschli's Auffassung allein noch als Protoplasma zu deuten ist, besteht eben aus diesen bei der Contraction nicht mitcontrahirten feinen Fäden. Der Centralkörper aber, nach Bütschli der gewaltige Kern, ist nicht der Zellkern, sondern nur die Hauptmasse des contrahirten Protoplasmas, in welchem erst weiterhin nach einem Kern zu suchen wäre<sup>1)</sup>.

Deinaga hat einige fädige Cyanophyceen-Formen, *Oscillaria princeps* und *Frölichii*, *Aphanizomenon flos aquae*, *Nostoc* sp. und *Scytonema* sp., untersucht. Bezüglich des Vorkommens eines Centralkörpers, bzw. Zellkerns, den er namentlich durch Fixirung der Fäden mit Pikrinsäure und Nachfärbung mittelst Hämatoxylin nachzuweisen trachtete, kommt Deinaga für *Osc. Frölichii* zu einem schwankenden, für *Osc. princeps* zu einem negativen Ergebnisse. Die Gebilde, die Zacharias nach Behandlung der Zellen mit Magensaft im Centrum der Zellen sah, ist Deinaga geneigt für die Ueberreste des durch das Reagens veränderten Chromatophors zu halten. Dieses letztere erschien ihm seiner Structur nach als ein Netz, in welchem der Farbstoff ausschliesslich vorkam und „in dessen Ecken und Maschen dem Anscheine nach ohne jegliche Anordnung Körner von verschiedener Grösse und Form angeordnet waren“. Bezüglich der Körner von *Oscillaria* und *Scytonema* giebt der Verfasser an, dass sie bei Einwirkung von 5procentiger Kalilauge, von Chloralhydrat, organischen und anorganischen Säuren (verdünnte  $H_2SO_4$ , 1procentige  $HCl$ ) verschwinden, mit Osmiumsäure und Jod keine Färbungen zeigen, sich aber mit Pikrokarmin ziemlich intensiv roth färben. Die Resultate seiner Untersuchungen fasst Deinaga in folgende drei Sätze zusammen:

---

1) Da ich nicht weiter Gelegenheit haben werde, noch einmal auf Fischer's Arbeit zurückzukommen, so will ich gleich hier bemerken, dass Fischer's Ausführungen gewiss für viele Bakterienpräparate zutreffen werden, aber für die Bütschli'schen Beobachtungen keine Geltung haben (s. diesbezüglich auch Zacharias' „Ueber Valerian Deinaga's Schrift u. s. w.“).

1. Die Frage über den Kern bei den Phycochromaceen kann augenblicklich, wenigstens bei den fadenartigen Formen, weder bejahend noch verneinend entschieden werden. Man muss neue färbende Mittel finden oder veränderte alte anwenden und noch besser chemische Reactionen suchen, welche diese Frage aufzuklären vermögen.

2. Ist das Chromatophor bei den fadenartigen Phycochromaceen, die ich zu beobachten Gelegenheit hatte (*Oscillaria princeps*, *Osc. Frölichii*, *Nostoc* sp. und *Aphanizomenon flos aquae*), vorhanden und hat die Form eines mehr oder weniger durchlöcherten Plättchens, welches augenscheinlich die innere Oberfläche der Zelle belegt.

3. Bleibt die Frage über die Natur der Körner, welche im Innern der *Oscillaria* vorkommen und sich meistens an den Querwänden anordnen, offen. Man kann von diesen Körnern mit Bestimmtheit sagen, dass sie kein Paramylon seien. Dass es irgend ein Isomer der Stärke sei, ist es, meiner Meinung nach, fast zweifellos.\*

Das Jahr 1892 brachte uns drei Aufsätze, die speciell den Bau des Cyanophyceenprotoplasts zum Gegenstande haben: H. Zukal's „Ueber den Zellinhalt der Schizophyten“<sup>1)</sup>, G. Hieronymus' „Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen“<sup>2)</sup> und die „Untersuchungen über die Zellen der Oscillarien“ von F. A. Marx<sup>3)</sup>. Zukal untersuchte zahlreiche Cyanophyceen, vor Allem *Tolypothrix lanata*. Er findet gleich Zacharias und Bütschli den Protoplast differenzirt in einen peripheren gefärbten Theil, das Chromatophor, und eine centrale ungefärbte Partie. Ueber den feineren Bau des Chromatophors „kann man kaum mehr sagen, als dass derselbe möglicher Weise äusserst feinnetzig ist, denn unter den stärksten Vergrösserungen erscheint der Chromatophor fein punktirt“<sup>4)</sup>. Ob in dem Chromatophor irgend welche Inhaltskörper vorkommen, dessen ist sich Zukal nicht ganz klar, da er sagt: „Thatsächlich bemerkt man nicht selten einzelne Körner, welche sehr weit gegen den

1) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. CI, Abth. I, S. 301.

2) Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, V, S. 461 (I. *Glaucoecystis nostochinearum* Itzigsohn; II. Die Organisation der Phycochromaceenzellen).

3) Inaugural-Dissertation, Schwelm 1892,

4) a. a. O., S. 319.

peripherischen Zelltheil zu, vielleicht ganz innerhalb des Chromatophors liegen. Würde nun nachgewiesen werden können, dass dieses Vorkommen ein constantes sei, und würden dann noch die mikrochemischen Reactionen stimmen, so könnte man füglich gegen die Bezeichnung solcher Körner mit dem Ausdruck Pyrenoid nichts einwenden<sup>1)</sup>. Die äusserste Schicht der Chromatophoren hält Zukal für „wahrscheinlich noch besonders differenzirt“, giebt jedoch keine nähere Begründung dieser seiner Ansicht. Zwischen den „Körnern“, den „rothen Körnchen“ und dem „Nucleolus“ unterscheidet Zukal nicht und verlegt sie alle in den farblosen Centraltheil, den er für Cytoplasma ansieht, während er die genannten Inhaltsgebilde als Zellkerne deutet. Vacuolen sah Zukal in der Zelle nicht auftreten. Dagegen konnte er im „Cytoplasma“ in vielen Fällen bei mehreren Gattungen ein fettes Oel nachweisen.

Hieronymus, welcher die Vertreter von 19 Gattungen in den Kreis seiner Untersuchungen zog, unterscheidet am plasmatischen Inhalte der Cyanophyceenzelle drei verschiedene Theile: den Centralkörper, das Chromatophor und eine dünne hyaline Plasmaschicht, welche den Protoplast nach aussen hin abschliesst. Das Chromatophor, wie der Centralkörper besitzen einen fibrillären Bau. Den Fibrillen des Chromatophors sind dicht aneinander gereiht winzige Grana eingelagert, welche die alleinigen Inhaber des Chlorophyllfarbstoffes zu sein scheinen, während das Phycocyan im „Zellsaft“ gelöst ist. Der Centralkörper besteht aus einem einzigen Fadenknäuel und enthält, mit Ausnahme der in den Heterocysten auftretenden unregelmässigen, klumpigen Massen, sämtliche übrige körnige Inhaltkörper der Zelle, welche Hieronymus als „Kyanophycinkörner“ zusammenfasst und als aus Krystallen des regulären Systems bestehend erklärt. Trotzdem die Reactionen der Kyanophycinkörner nicht mit jenen der Nucleine übereinstimmen, glaubt doch Hieronymus annehmen zu dürfen, dass in dem „Kyanophycin“ eine dem Chromatin und Pyrenin verwandte Substanz vorliegt, und sagt: „Ich bin also mit Bütschli der Ansicht, dass die Kyanophycinkörner den körnigen Bestandtheilen der Kerne höherer Organismen entsprechen und dieselben vertreten, wenn sie auch aus einer anderen Substanz bestehen“<sup>2)</sup>. Die äusseren Theile des Fadenknäuels

1) a. a. O., S. 319.

2) a. a. O., S. 488.

des Centralkörpers können sich lockern und abwickeln und sogar zwischen die Fibrillen des Chromatophors einschieben. Der Centralkörper wird deshalb auf Grund dieser seiner Structur und seines Verhaltens als „offener Zellkern“ bezeichnet, im Gegensatze zu den „geschlossenen“ der anderen Organismen. Vacuolen beobachtete Hieronymus auch in gesunden Zellen, im Chromatophor sowohl, wie zwischen den Fadentheilen des Centralkörpers, besonders aber zwischen dem Chromatophor und dem Centralkörper.

Die Arbeit von Marx zerfällt in zwei Theile: „I. Prüfung der Oscillarien auf das Vorhandensein eines Kernes, und das Verhalten der sämtlichen Inhaltskörper gegen Färbemittel und Reagentien“. II. „Künstliche Veränderungen im Inhalt der Oscillarienzellen durch Nährlösungen“. In I sagt der Verfasser, dass er einen Centraltheil nur äusserst selten, und zwar namentlich bei *O. aerugineo-coerulea*, beobachtet habe; den meisten übrigen Arten fehle ein solcher. Die Resultate der Untersuchungen werden, wie folgt, zusammengefasst: „Es konnte also weder durch Färbemittel, noch durch Reagentien ein Zellkern sichtbar gemacht werden. Bei Fäden mit Centraltheil blieb der Centraltheil stets farblos und grenzte sich durch Fixirung scharf von dem peripheren Plasma ab. Ein Auftreten von Gerüsten im Centraltheil wurde nicht bemerkt. Die Körner liessen sich färben“. (S. 14). Die Versuche mit Nährlösungen führten Marx zu folgenden Ergebnissen: „Es gelang mir also stets durch Zufuhr oben genannter Nährlösungen bei den Fäden ohne Centraltheil ein Auftreten von klumpigen Massen und ein Verschwinden der kleineren Körner zu bewirken, gleichviel ob die Fäden dem Lichte ausgesetzt waren oder sich in der Dunkelkammer befanden. — Fäden mit Centraltheil, welche arm an Körnchen waren, zeigten nach Einwirkung der verschiedenen Nährlösungen bedeutende Körnerzunahme, sowie eine starke Vermehrung des peripheren Plasmas, welche durch Einstülpungen in den Centraltheil sichtbar wurde“. (S. 24.)

Ueber die Arbeiten Deinega's, Zukal's und Hieronymus' sind von Zacharias zwei kritische Referate<sup>1)</sup> erschienen, in denen

1) „Ueber Valerian Deinega's Schrift ‚Der gegenwärtige Zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycchromaceen‘“ (Botan. Zeitung 1891, S. 664) und „Ueber die Zellen der Cyanophyceen“ (Botan. Zeitung 1892, S. 617 [bespricht die Arbeit Hieronymus' und Zukal's]). — Vergl. auch das Referat desselben Autors über Bütschli's Arbeit in der Botan. Zeitung 1890, S. 463,



er den abweichenden Angaben der genannten Autoren gegenüber **die** Resultate seiner früheren Untersuchungen aufrecht zu erhalten **sucht** und nur für das Chromatophor die Wahrscheinlichkeit einer **be-**sonderen Differenzirung in gefärbte und ungefärbte Theilchen **zu-**giebt.

Auf die kritische Besprechung seiner Arbeit durch Zacharias hat in jüngster Zeit Hieronymus durch eine Polemik erwidert, in welcher er in der Hauptsache auf der Richtigkeit seiner früheren Angaben besteht<sup>1)</sup>.

Die Vergleichung der hier in Kürze mitgetheilten Ergebnisse der neuesten Forschungen über den Protoplastenbau der Cyanophyceen zeigt, dass noch nicht einmal darüber eine Einigung hat erzielt werden können, ob die von Zacharias zuerst nachgewiesene und von Bütschli bestätigte Differenzirung des Plasmas in Chromatophor und Centralkörper stets vorhanden ist oder nicht; geschweige denn über die übrigen, namentlich auf die körnigen Einschlüsse Bezug habenden Verhältnisse. Auf Grund meiner eigenen, im Nachfolgenden mitzutheilenden Untersuchungen glaube ich aussprechen zu dürfen, dass seit Zacharias ein wesentlicher Fortschritt in der Erkenntniss des Cyanophyceenplasma-Baues trotz einzelner werthvollen Mittheilungen der verschiedenen Autoren eigentlich nur durch Bütschli erzielt worden ist; ich werde allerdings auch ihm in einigen, hauptsächlich den feineren Bau des Centralkörpers betreffenden Punkten widersprechen müssen.

## II.

Im Herbste 1892 trat in einigen Teichen der Ziegelei in St. Leonhard bei Graz *Gloeotrichia Pisum* in überaus grosser Menge auf; *Cladophoren*, *Nitellen*, *Myriophyllen* und andere Wasserpflanzen, die hier vorkamen, waren alle dicht mit dieser Cyanophycee besetzt. Als ich mir dieselbe unter dem Mikroskope ansah und wahrnahm, dass zahlreiche ihrer Zellen sich durch sehr bedeutende Länge auszeichnen, glaubte ich annehmen zu dürfen, dass sie ein günstiges Object für das Studium des Protoplastenbaues abgeben werde, und

---

<sup>1)</sup> Ueber die Organisation der *Phycochromaceenzellen* (Botan. Zeitung 1893, S. 73).

beschloss demnach, sie näher zu untersuchen. Ich legte mir zu diesem Zwecke eine grössere Anzahl von Zimmerculturen an, von denen sich viele den ganzen Winter über erhielten. Allerdings waren an den Fäden zur Zeit, da ich die Untersuchung in earnesten Angriff nahm, schon gewisse Veränderungen eingetreten; diese erwiesen sich aber für die Untersuchung durchaus nicht als störend, sondern liessen im Gegentheil oft gewisse Verhältnisse viel klarer und deutlicher erkennen, als dies der Fall war an dem am natürlichen Standort aufgewachsenen Material, von dem ich mir vergleichshalber eine genügende Menge in verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten conservirt hatte. Die an *Gloeotrichia Pisum* gewonnenen Resultate wurden an anderen Cyanophyceen, die ich mir während des Winters und Frühjahrs verschaffen konnte, nachgeprüft und verglichen. Bei meinen Untersuchungen hat es sich mir zunächst in erster Linie darum gehandelt, mir Gewissheit darüber zu verschaffen, ob das Cyanophyceenplasma stets eine Differenzirung in ein Chromatophor und einen Centrankörper aufweist oder nicht; allein ich glaube kaum besonders hinzufügen zu sollen, dass ich hierbei natürlicher Weise auch auf alle sonstigen, den Bau des Protoplasts betreffenden Verhältnisse thunlichst Rücksicht nehmen musste.

*Gloeotrichia Pisum.*

(Fig. 1—16.)

*Gloeotrichia Pisum* bildet kugelige Gallertmassen, welche die Grösse einer Erbse und darüber erreichen; für gewöhnlich an Wasserpflanzen befestigt, lösen sich die Colonien nicht selten von ihrer Unterlage los und flottiren dann frei im Wasser herum. Jede Gallertkugel setzt sich aus einer grossen Anzahl von unverzweigten Fäden zusammen, welche eine hohe Ausbildung aufweisen. Der einzelne Faden (Fig. 1) besteht nämlich aus einer kugeligen Heterocyste (h), einer länglichen, der Heterocyste aufsitzenden Spore (s) und über der Spore aus zahlreichen Zellen, welche, je weiter entfernt von der Spore sie liegen, desto schmaler, aber auch desto länger werden und den Faden schliesslich in eine Spitze auslaufen lassen; die Membran dieser über der Spore gelegenen Zellen ist es hauptsächlich, welche durch Vergallertung die Veranlassung zur Entstehung der Colonien giebt. Die Fäden nehmen in der Gallertkugel

eine derartige Lage ein, dass sie senkrecht auf deren Peripherie stehen, wobei die Spitze nach aussen, die Heterocyste nach innen gekehrt ist. Die Zellen über der Spore setzen sich deutlich zu drei verschiedenen Kategorien zusammen, die allerdings nicht plötzlich gegeneinander absetzen, sondern ziemlich allmählich ineinander übergehen. Die untersten (Fig. 1, m) zeigen eine mehr oder weniger kugelig-tonnenförmige Gestalt, sind (wenigstens die längste Zeit ihres Lebens) frei von Zellsaftäumen und gehen lebhaft Theilungen ein. Sie stellen in ihrer Gesamtheit die Meristemzone des Fadens dar, dessen Grössenzunahme, insofern sie auf Zellenzuwachs beruht, vor Allem auf sie zurückzuführen ist. Zur Zeit, da die Spore ihre definitive Grösse und Ausbildung erreicht hat, sterben eine oder zwei der unmittelbar über ihr befindlichen Meristemzellen ab und zerschneiden so die organische Verbindung zwischen der Spore und den übrigen Zellen des Fadens. Auf die Meristemzone folgt eine grosse Anzahl länglicher Zellen (Fig. 1, a), die noch reich an Protoplasma sind, aber auch schon grössere Vacuolen enthalten; sie repräsentiren zweifelsohne den eigentlichen Assimilationsapparat des Fadens. Abgeschlossen wird endlich der Faden von sehr langen, schmalen Zellen (Fig. 1, a,), welche eine riesige Vacuole in sich führen und fast farblos erscheinen; wir haben in ihnen wahrscheinlich Absorptionszellen zu erblicken. Diese fünf verschiedenen Arten von Zellen verleihen dem Gloeotrichia - Faden einen Grad von Differenzirung, wie er, abgesehen vielleicht von den nächsten Verwandten der Gattung, von keiner Cyanophyceen mehr erreicht wird.

Die geschilderte Gestalt des Fadens hatte sich im Laufe des Winters an den cultivirten Gloeotrichien insofern verändert, als nunmehr über der Spore eine verdickte, kugelige, einer Heterocyste ähnelnde Zelle sich vorfand und die auf diese folgenden nächsten 2—7 Zellen gleichfalls stark verdickte Aussenwände aufwiesen (Fig. 2). Die Länge der Fäden war jetzt in den meisten Fällen eine mehr als um die Hälfte kürzere; die langen Absorptionszellen waren verschwunden, ebenso der grössere Theil der Assimilationszellen; die den Meristemzellen in der Gestalt entsprechenden kurzen Zellen führten bei den meisten Fäden eine grosse Vacuole. Der Protoplast der Heterocyste war überall abgestorben. An der Spore zeigte sich keine Veränderung. Wie diese Umwandlung der Fäden vor sich gegangen war, vermochte ich zwar nicht entwicklungsgeschichtlich festzustellen, da

ich die Untersuchung der Gl., erst nachdem sie schon mehrere Wochen lang in der Cultur verweilt hatte, in Angriff nahm und jetzt nur mehr Fäden mit den geschilderten Veränderungen vorfand; es kann aber wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir uns dieselbe in der Weise entstanden zu denken haben, dass die Meristemzellen zu Dauerzellen wurden, von denen die untersten dickwandige Membranen ausbildeten, während die Absorptionszellen und zum grossen Theil auch die Assimilationszellen zu Grunde gingen<sup>1)</sup>. Die Zellen wiesen jetzt auch in ihrem inneren Baue gewisse Unterschiede gegenüber den Verhältnissen auf, wie sie sich sonst an denselben Zellen bei normalen Lebensbedingungen vorfinden. Diese Unterschiede waren aber nur gradueller Natur, und die Zellen boten jetzt so günstige Bedingungen für die Untersuchung dar, dass ich die Schilderung ihres Protoplastenbaues zum Ausgangspunkte meiner Darstellungen nehmen will.

Es sei gleich hervorgehoben, dass in allen Fällen eine scharfe Differenzirung des Protoplasts in einen farblosen Centraltheil und in eine gelbbraun oder grünlich gefärbte Rindenschicht, das Chromatophor, festgestellt werden konnte. Wir wollen uns zunächst der Betrachtung des Centralkörpers zuwenden. In den kurzen, tonnenförmigen Zellen ist der Centralkörper in der Regel in der Einzahl und in der Mitte der Zelle vorhanden. Da hier das Chromatophor eine relativ bedeutende Dicke besitzt, so ist der Centralkörper in der lebenden Zelle für gewöhnlich etwas schwierig zu beobachten, dessen ungeachtet aber doch meistens leicht daran zu erkennen, dass ihm kleine runde Körnchen in grösserer Anzahl anlagern und so seinen Contour verathen (Fig. 3, I). Bei Anwendung geeigneter Färbungsmethoden lässt sich der Centralkörper stets sehr gut zur Anschauung bringen (Fig. 3, II). Man sieht dann, dass nicht bloss seine Gestalt, sondern auch seine Grösse von Zelle zu Zelle variiren kann, auch wenn die hinter einander liegenden Zellen einander sonst ganz gleichen; immer ist jedoch hier sein Umriss ein derartiger, dass der längste Durchmesser den kürzesten höchstens um das Ein- bis Anderthalbfache übertrifft. Sobald in der kurzen Zelle eine grössere Vacuole auftritt, wird der Centralkörper zur Seite gedrängt und liegt dann gewöhnlich der dicksten Partie des Chromatophors an (Fig 4, obere und

---

1) Bis zum Frühjahr waren schliesslich in den meisten Colonien sämtliche Zellen des Fadens bis auf die Spore abgestorben.

untere Zelle). Jetzt ist er fast stets ohne jede Schwierigkeit zu beobachten und bietet, umlagert von den kleinen Körnern, oft ganz und gar das Bild eines typischen, von Leucoplasten umgebenen Zellkerns dar; da er an der Vacuolenseite meist nicht mehr von der Substanz des Chromatophors überzogen wird, so lässt sich nunmehr mit Sicherheit feststellen, dass er farblos ist. In etwas längeren Zellen begegnen wir demselben Bilde, können aber bereits öfters das Auftreten von zwei oder mehreren Centralkörpern beobachten, die für gewöhnlich etwas ungleich gross sind und meist je einen Pol der Zelle einnehmen (Fig. 4, mittlere Zelle). Ausserst wechselnd werden dann die Verhältnisse in den Zellen, deren Längsdurchmesser den der Quere um das Drei- bis Vierfache übertrifft; die Hauptrolle spielt hierbei die Ausbildung der Vacuolen. Ist eine längere Zelle vacuolenfrei, so ist der Centralkörper häufig nur in der Einzahl vorhanden und längsgestreckt. Dieselbe Ausbildung kann er auch noch aufweisen, wenn die Zelle schon vacuolenhaltig ist (Fig. 5). Allein, sobald eine oder mehrere Vacuolen auftreten, finden wir gewöhnlich den Centralkörper zertheilt vor, so dass in der Zelle zwei oder mehrere, selbst zahlreiche und oft ganz ungleiche Centralkörper vorhanden sind, welche eine rundliche oder ellipsoidische Form besitzen und durch Vacuolen von einander getrennt erscheinen; die hierbei vorkommenden Variationen sind zu mannigfaltig, um alle geschildert zu werden, eine Vergleichung der Fig. 6 u. 7 mag zur Charakterisierung der hierbei obwaltenden Verhältnisse genügen.

Eine Structur an dem lebenden Centralkörper konnte ich, abgesehen von dem Umstande, dass er häufig eine feine Umgrenzungslinie aufweist, nicht beobachten; seine Substanz erschien mir stets homogen. Nicht selten hat es allerdings den Anschein, als ob er eine Art Kernkörperchen in seinem Inneren führte (Fig. 4, untere Zelle); immer aber konnte ich mich überzeugen, dass dies auf einer Täuschung beruhe, welche dadurch hervorgerufen wird, dass man eines der anlagernden Körner gerade auf der Mitte des Centralkörpers zur Ansicht bekommt; die Täuschung ist namentlich dann eine vollkommene, wenn ein grösseres Körnchen unten dem Centrum des Centralkörpers anliegt.

Zum Zwecke der Fixirung des Centralkörpers wurden vergleichend untersucht: Absoluter Alkohol, 2procentige Ameisensäure, 2procentige Essigsäure, conc. wässrige und alkoholische Pikrin-

säurelösung, 1procentige Chromsäure, Chromosmiumessigsäure, conc. wässerige und alkoholische Sublimatlösung, Jodwasser. Der Einfluss dieser Reagentien wurde direct unter dem Mikroskope verfolgt. Sehen wir zunächst von der Wirkung des Jodwassers, welche eine besondere Erwähnung verdient, ab, so ist zu bemerken, dass man mit allen den angeführten chemischen Verbindungen gute Resultate erzielen kann; fixirt man aber speciell zu Tinctionszwecken, so sind doch am meisten zu empfehlen conc. Sublimatlösung, Chromosmiumessigsäure oder 2procentige Essigsäure. Der Centralkörper wird im Moment der Einwirkung der Fixirungsreagentien gewöhnlich sehr stark lichtbrechend und tritt so auch dort, wo er in der lebenden Zelle nicht oder nur undeutlich wahrzunehmen war, sehr scharf hervor. Das scharfe Lichtbrechungsvermögen ist jedenfalls vor Allem auf die mehr oder weniger vollständige Fällung einer Substanz zurückzuführen, welche leicht Farbstoffe speichert; je stärker lichtbrechend ein Centralkörper unter dem Einflusse eines Fixierungsmittels wird, desto stärker ist auch in der Regel sein Tinctionsvermögen verschiedenen Farbstoffen gegenüber.

Der fixirte Centralkörper lässt sich gleich einem Zellkern oder einem Aleuronkorn mit sehr verschiedenen Farbstoffen färben. Speciell untersucht wurden in dieser Hinsicht Böhmer'sches Hämatoxylin, Karmin und eine Reihe von Anilinfarbstoffen, wie Congoroth, Corallin, Eosin, Fuchsin, Säurefuchsin, Safranin, Bismarckbraun, Vesuvinbraun, Jodgrün, Methylgrün, Anilinblau, Methylenblau, Dahlia, Gentianaviolett, Methylviolett. Die Wirkung aller dieser Farbstoffe wurde systematisch durchgeprüft an Fäden, welche zwölf Stunden lang in conc. wässriger Sublimatlösung belassen worden waren. Verfahren wurde bei den Tinctionsversuchen derart, dass die Farbstofflösung den gut ausgewaschenen Objecten direct am Objectträger unter dem Deckglase zugesetzt wurde; der Eintritt der Färbung konnte so jeder Zeit leicht unter dem Mikroskope controlirt werden. Zur Aufhellung und zur Herstellung von Dauerpräparaten wurde Glycerin benützt; dasselbe kam bei Tinctionen mit Farbstoffen, die leicht durch Glycerin ausgezogen werden, durch solche Farbstoffe leicht gefärbt zur Anwendung. Es gelang, den Centralkörper mit allen den genannten Farbstoffen zu färben, wobei allerdings, was die Zeit des Eintritts und die Intensität der Färbung anbelangt, naturgemäss zwischen den einzelnen Farbstoffen oft sehr wesentliche

Unterschiede bestehen. Stets sehr ausgezeichnete Resultate erhielt ich mit Böhmer'schem Hämatoxylin, nicht bloss an mit Sublimat behandelten Objecten, sondern bei sämtlichen oben genannten Fixirungsarten. Die Färbung tritt leicht und bald ein; bei richtiger Behandlung erscheinen in den mit Sublimat getödteten Zellen die den Centralkörper umgebenden, sowie die im Chromatophor zerstreut vorkommenden Körner sehr dunkel (die ersteren rothviolett, die letzteren blau) gefärbt, etwas schwächer die Centralkörper, nicht oder nur wenig die Chromatophoren. Umständlich gestalten sich die Versuche mit Karmin. Ich wandte Borax-, Alaun-, Pikrokarmin und pikrokarminsäures Ammon an, erhielt aber selbst nach einer Woche keine Färbungen, ausgenommen an Zellen, deren Wand eine Verletzung aufwies; wurden aber die fixirten Fäden für mehrere Stunden in verdünnte Essigsäure gelegt, so gelang es mir bei Anwendung von Boraxkarmin stets, die Centralkörper zu färben. Von den Anilinfarben tingiren Corallin, Eosin und Bismarckbraun das Chromatophor ebenso stark oder noch stärker als die Centralkörper, die übrigen schwächer oder gar nicht. Mit Ausnahme des Congoroths, Säurefuchsin und Anilinblaus<sup>1)</sup>, wo eine mehrstündige Einwirkung nöthig ist, geben die Anilinfarben sehr rasch Färbungen. Die schönsten Tinctionen, welche bei richtiger Ausführung sogar die Hämatoxylinfärbungen übertreffen können und die Auffindung ganz kleiner Centralkörper ermöglichen, allerdings aber nicht lange haltbar sind, gewann ich mit Koch's Methylenblau; bewahrt man die in wässriger Lösung des Farbstoffes gefärbten Fäden in Glycerin auf, welches durch den Farbstoff selbst schwach blau gemacht worden ist, so erscheinen die Chromatophoren ungefärbt, die Körner um den Centralkörper dunkelschwarz-blau, die Centralkörper selbst schwach blau. Es sei darauf aufmerksam gemacht, dass bei dem Umstande, als bei den meisten Tinctionen die Körner mitgefärbt werden, in der Deutung der gefärbten Gebilde der Gloeotrichiazelle öfters besondere Vorsicht geboten ist, da bei unzureichender Differenzirung der Färbung Verwechselungen zwischen Körnern und kleinen Centralkörpern leicht möglich sind; hinzu kommt noch, dass bei manchen Fixirungen

---

1) Anilinblau in Wasser färbte erst nach mehreren Tagen die Centralkörper deutlich schmutziggelblich; mit Pikrin-Anilinblau hingegen erhielt ich schon nach mehreren Stunden intensive Blaufärbung.

namentlich im Zellsafte kugelige Niederschläge entstehen, welche gleichfalls Farbstoffe speichern und so zu unrichtigen Deutungen Veranlassung geben können. Auf Grund meiner Erfahrungen muss ich diesbezüglich die Hämatoxylin- und Methylenblaufärbungen für die besten halten; die ersteren wurden deshalb auch bei der Untersuchung der Centalkörper anderer Cyanophyceen ausschliesslich angewandt.

Es ist oben angedeutet worden, dass Jodwasser auf die Centalkörper eine andere Wirkung ausübt als die übrigen, üblichen Fixierungsmittel. In den Zellen, die mit diesem Reagens behandelt worden sind, nehmen sich die Centalkörper alsbald wie scharf umschriebene Vacuolen aus. Es rührt dies offenbar davon her, dass durch das Jodwasser nur die periphere Partie des Centalkörpers vollständig fixirt wird, während der übrige Theil desselben, wenigstens was seine färbbare Substanz anbelangt, in Lösung bleibt oder übergeht und hinausdiffundirt; mit Jodwasser fixirte Centalkörper lassen sich demzufolge auch nur in ihrer peripheren Schicht entsprechend intensiv färben, während sie im Inneren ungefärbt bleiben oder höchstens dann gefärbt erscheinen, wenn die Färbung sofort nach der Wirkung des Reagens vorgenommen wird, in welchem Falle die färbbare Substanz noch nicht vollständig aus dem Centalkörper verschwunden ist. Es spricht diese Erscheinung dafür, dass im Protoplast fixirende Substanzen, wie etwa Säuren, nur in sehr geringen Mengen vorhanden sein können. Damit stimmen auch die Erfahrungen überein, welche man mit solchen Zellen macht, die entweder im natürlichen Wege absterben oder durch giftige, aber nicht fixirende Substanzen zum Absterben gebracht werden; die Centalkörper verquellen in diesen Fällen vollständig und sind schliesslich nicht mehr nachzuweisen.

Der Versuch mit Jodwasser lehrt zugleich, dass die Centalkörper in ihrer Peripherie anders organisirt sein müssen als in ihrer centralen Partie; wir haben es in dem peripheren Theile wohl mit einem analogen Gebilde zu thun wie etwa beim Zellkern mit der Kernmembran oder bei einer Vacuole mit dem Tonoplast. Ausser dieser Differenzirung in eine äussere resistenterere Schicht, welche, wie ich glauben möchte, mit der am lebenden Centalkörper häufig zu beobachtenden Umgrenzungslinie identisch ist, und in eine weniger widerstandsfähige Innenschicht ist mir auch an dem fixirten Centalkörper ein weiterer Nachweis einer besonderen Structur desselben



weder an ungefärbten, noch an gefärbten Objecten gelungen. Die Angaben, welche diesbezüglich von Hieronymus gemacht worden sind und auf welche weiter unten Rücksicht genommen werden soll, kann ich auf keinen Fall bestätigen. Zacharias spricht zufolge den Bildern, die er bei *Tolypothrix*, *Oscillaria* u. a. nach Einwirkung verschiedener Reagentien erhalten hat, dem Centralkörper eine gerüstartige, bezw. granulirte Structur zu; in manchen Centralkörpern sollen nucleolenartige Körper vorkommen. Was den letzteren Punkt anbelangt, so habe ich schon früher erwähnt, dass ich nucleolenartige Gebilde nie beobachten konnte, und dass ihr scheinbares Vorkommen auf eine Täuschung zurückzuführen ist. Ebenso wenig konnte ich einen gerüstartigen Aufbau des Centralkörpers feststellen. Ich habe einige der von Zacharias angewandten Methoden benützt und auch ganz ähnliche Bilder erhalten, die ich aber anders deuten muss. Liess ich auf Alkoholmaterial oder auf lebende Fäden<sup>1)</sup> 0,3 procentige Salzsäure einwirken, so boten die Centralkörper ein ähnliches Aussehen dar wie in Zacharias' Fig. 14; die glänzenden Körper aber, die Zacharias in seinen Fällen in den Centralkörper verlegt, die Centralsubstanz, fand ich stets auf dem Centralkörper und mit den ihn im lebenden Zustande umlagernden Körnern identisch. Oft genau dieselben Bilder, wie die der Zacharias'schen Fig. 15 (namentlich der oberen), bekam ich mit Millon's Reagens<sup>2)</sup>. Die Körner quellen bei der Einwirkung des Reagens auf und werden ungemein stark lichtbrechend. Bei den grösseren beschränkt sich die starklichtbrechende Substanz auf eine dicke periphere Schicht, während das Centrum das Aussehen einer Vacuole darbietet; umgeben solche grössere Körner in Mehrzahl den Centralkörper, so wird dieser häufig gänzlich verdeckt, und es hat, wenn man nicht den ganzen Vorgang mikroskopisch verfolgt hat, vollkommen den Anschein, als hätte man es in den glänzenden Körpern mit dem unter der Wirkung des

---

1) Lässt man die 0,3 procentige HCl auf lebende Fäden einwirken, so quellen die Centralkörper etwas auf, werden aber sonst fixirt und lassen sich nach dem Auswaschen leicht mit Hämatoxylin färben, wobei die Quellung wieder zurückgeht; die Färbung scheint sich allerdings wie bei der Jodfixirung hauptsächlich auf die periphere Partie zu beschränken. Im Chromatophor treten körnige Niederschläge auf, welche Derivate des zerstörten Farbstoffes zu sein scheinen.

2) Bezogen von Dr. Grübler. Das Reagens wurde ohne Erwärmen angewandt.

Reagens veränderten Centralkörper zu thun<sup>1)</sup>. In Wirklichkeit wird der Centralkörper wie bei Behandlung mit Sublimat fixirt<sup>2)</sup> und lässt sich sammt den Körnern mit Hämatoxylin färben; solche gefärbte Präparate unterscheiden sich dann kaum von anderen. Ebenso wenig nun wie Zacharias' Vorstellung über den Bau des Centralkörpers kann ich für Gloeotrichia und, wie ich gleich erwähnen will, auch für die übrigen von mir untersuchten Cyanophyceen die Angaben Bütschli's bestätigen. Einen wabigen Bau des Centralkörpers habe ich nicht beobachtet. Mit Hämatoxylin sich roth färbende Körner im Inneren des Centralkörpers habe ich gleichfalls vergeblich gesucht. Allerdings erhielt ich ganz ähnliche Bilder des Centralkörpers, wie solche beispielsweise in Bütschli's Fig. 12a und 13a zu finden sind, wenn man von der Eintragung der Wabenzeichnung absieht; allein die Körnchen waren, wie ich mich genau überzeugen konnte, nie im Inneren des Centralkörpers, sondern stets demselben von aussen aufsitzend. Ich glaube deshalb, dass auch die von Bütschli bei den Cyanophyceen beobachteten Körnchen sich nicht im, sondern auf dem Centralkörper befunden haben werden; Bütschli's Zeichnungen lassen sich ebenso gut in dieser Hinsicht deuten. Nach alledem muss ich aber die bis jetzt geäusserten Ansichten über die Structur des Centralkörpers für unrichtig erklären, ohne freilich selbst weitere besondere Angaben über dieselbe machen zu können; ich kann lediglich nur wiederholen, dass mir der Centralkörper als ein von einer dünnen Membran umgebenes Gebilde mit homogenem Inhalt erschienen ist.

Wenn ich jetzt mit einigen Worten auf die Beobachtungen übergehe, die ich am Chromatophor gemacht habe, so muss ich gleich von vornherein bemerken, dass ich mich bezüglich des feineren Baues desselben nur mit Vorbehalt äussern kann, da sich leider gerade hier mein Mikroskop als an der Grenze seiner Leistungsfähigkeit stehend erwies<sup>3)</sup>; nach meiner Meinung stellt aber

1) Vergl. die diesbezüglichen Bilder für Tolypothrix und Lyngbya, Fig. 19 und 39.

2) Eine Färbung des Centralkörpers durch das Million'sche Reagens habe ich nicht erhalten; ebensowenig färbten sich die Körner. Vergl. hierzu auch die Angaben von Zacharias.

3) Mir stand ein Hartnack'sches homogenes Immersionssystem No. II zur Verfügung.

*Gloeotrichia Pisum* auch für die Untersuchung des Chromatophors ein sehr günstiges Object dar, und ich zweifle nicht, dass sie uns bei Benützung von Apochromaten zu einer definitiven Lösung der Frage nach dem Baue desselben verhelfen wird.

In vacuolenfreien Zellen umschliesst das Chromatophor als allseitig geschlossenes Gebilde vollständig den Centralkörper. Sobald Vacuolen auftreten, erfolgt sehr häufig eine Zertheilung des Chromatophors in zwei oder mehrere vollkommen von einander getrennte Partien (Fig. 6, mittlere Zelle); stets aber enthält dann ein jeder Theil einen oder mehrere Centralkörper; ein Chromatophor ohne Centralkörper habe ich niemals angetroffen.

In Betreff der Structur des Chromatophors bin ich der Ansicht, dass derselbe aus einem mehr oder weniger feinen, gefärbten Protoplasmanetz (im Querschnitt gedacht) besteht, dessen Maschen mit Zellsaft erfüllt sind. Dass dem gefärbten Theil des Cyanophyceenprotoplasts ein wabiger Bau im Sinne Bütschli's zukommt, glaube ich ziemlich sicher annehmen zu dürfen; wenigstens habe ich stets bei *Gloeotrichia*, namentlich aber bei *Tolypothrix*, den Eindruck einer solchen Structur der lebenden Zelle erhalten<sup>1)</sup>. Auch lässt sich eine sehr auffällige Erscheinung, die das gefärbte Plasma bei der Einwirkung gewisser Substanzen darbietet, am einfachsten aus dem Vorhandensein eines wabigen Aufbaues desselben erklären. Setzt man nämlich lebenden Fäden eine Methylenblaulösung zu, so kann man nach längerer oder kürzerer Zeit, je nach der Concentration der Lösung, eine Anzahl grösserer Vacuolen im Chromatophor auftreten sehen, die immer mehr an Umfang zunehmen und sich schliesslich zu einem einzigen Zellsafräum vereinigen können; das Chromatophorenplasma erscheint dann in einen centralen, den Centralkörper einhüllenden und einen peripheren Theil zertrennt, die beide durch einige wenige Stränge untereinander zusammenhängen. Etwas ganz Aehnliches kann man, besonders bei *Tolypothrix*, bei Zusatz von 2procentiger Ameisensäure constatiren (Fig. 20). Ich glaube, dass diese Vacuolen ihren Ursprung aus den vorhandenen Waben ab-

---

1) An mit 0,3procentiger HCl abgetödteten Zellen kann man häufig einen falschen Wabenbau beobachten, der dadurch zu Stande kommt, dass eine gewisse Kategorie der körnigen Inhaltsgebilde der Zelle (die Cyanophycinkörner) durch die Salzsäure in Lösung übergeführt wird und nun Hohlräume in dem Chromatophorenplasma zurückbleiben, welche ganz den Anschein von Vacuolen erwecken.

leiten und aus einigen wenigen auf Kosten der übrigen heranwachsen.

Der Farbstoff des Plasmanetzes schien mir bei *Gloeotrichia* stets an rundliche oder etwas in die Länge gestreckte Körnchen gebunden zu sein; dieselben verleihen dem Chromatophor bei schwächerer Vergrösserung ein punktirtes Aussehen, und sie sind es auch, welche, wenn man die Zelle fixirt und färbt, den Farbstoff speichern und so die Tingirung des Chromatophors bedingen. Ich stimme hier mit Hieronymus überein, der zuerst für das gefärbte Cyanophyceenplasma das Vorkommen von geformten Farbstoffträgern angegeben hat. Allein ich sah im Gegensatz zu Hieronymus die „Grana“ nie rein chlorophyllgrün gefärbt (in der lebenden Zelle), sondern immer in der Nuance, wie sie einer innigen Vermengung des Chlorophyll- und Phycocyan-Farbstoffes entspricht<sup>1)</sup>. Auch leugnet Hieronymus den Wabenbau des Chromatophors; nach ihm sollen die gefärbten Körnchen in zahlreichen parallelen Fibrillen eingebettet sein, die in einer, seltener zwei Schichten gewöhnlich schraubig um die Längsachse der Zelle verlaufen. In der That kann man die Anordnung der Farbstoffkörnchen zu Reihen häufig genug ganz deutlich ausnehmen. Indessen lässt sich diese Erscheinung ebenso gut erklären aus dem Vorhandensein eines regelmässigen Wabengerüstes, in dessen Knotenpunkten die Farbstoffträger liegen. Durch das Auftreten grösserer Vacuolen wird nicht selten das gefärbte Plasma auf eine ganz dünne Schicht beschränkt, und an solchen Stellen ist dann die Anordnung der „Grana“ meist eine so unregelmässige, dass man wohl ein Netz, wie es der Einlagerung der „Grana“ in ein unregelmässiges Wabengerüst entspricht, und wie ein solches *Deinaga* gesehen haben mag, construiren kann, aber unmöglich eine Fibrillenstructur im Sinne Hieronymus' anzunehmen vermag. Dass

---

1) In seiner Polemik gegen Zacharias sagt aber bereits Hieronymus in einer Anmerkung: „Ob diese den Zellsaft mehr oder weniger färbenden Farbstoffe in demselben entstehen oder als Umbildungsproducte des grünen Farbstoffes der Grana der Rindenschicht zu betrachten sind und dann aus diesem stammen würden, ist zweifelhaft. Letzteres erscheint mir neueren Untersuchungen nach wahrscheinlicher, da ich wiederholt Grana der Rindenschicht beobachtet habe, besonders bei üppig vegetirenden *Phycocchromaceen*, z. B. *Scytonema*- und *Stigonema*-Arten, welche intensiv blaugrün gefärbt erschienen, während der Zellsaft nicht sehr intensiv blau gefärbt war“. *Botan. Zeitung* 1893, S. 74.

übrigens die einzelnen Körnchen noch durch einen besonderen Faden in Reihen untereinander in Verbindung stehen mögen, soll durchaus nicht als unmöglich in Abrede gestellt werden. Allein die Deutung eines solchen Fadenverbandes bliebe zweifelhaft, so lange wir nichts über die Entstehung der „Grana“ wissen. Es wäre ja nicht ausgeschlossen, dass sich die Körnchen durch Theilung fortpflanzen; hierbei könnten dann die jeweiligen Theilproducte durch farblose Zonen untereinander in Verbindung bleiben und so ein zusammenhängendes Ganze bilden, wie ein solcher Vorgang namentlich schön bei den Chloroplasten vieler Selaginellen<sup>1)</sup> beobachtet werden kann. Ich rechne hierbei allerdings schon mit der Annahme einer weiteren Möglichkeit, die sich mir immer wieder bei der Beobachtung der durch Vacuolenbildung bedingten dünnen Chromatophorenstellen aufgedrängt hat, dass wir es nämlich in den gefärbten Körperchen vielleicht mit den eigentlichen, winzig kleinen Chromatophoren der Zelle zu thun haben. Alle diese Fragen müssen aber weiteren Forschungen anheimgestellt werden.

Hieronymus sagt in seiner Arbeit: „Die grünen Fibrillen liegen parallel der Zellmembran, doch von dieser durch eine dünne, hyaline Protoplasmaschicht getrennt“<sup>2)</sup>, hat also die Differenzirung einer Art Hautschicht beobachtet. Ich habe einen farblosen Plasmasaum über dem Chromatophor direct nicht wahrnehmen können, möchte aber die Angabe von Hieronymus, der bei sehr starker Vergrößerung gearbeitet hat, nicht anzweifeln. An den Stellen, wo durch eine Vacuole eine Zertheilung des Chromatophors stattgefunden hat, erscheint ja das Protoplasma farblos; und da sein peripherer Theil doch zweifelsohne identisch ist mit der den ganzen Plasmaschlauch einhüllenden äusseren Plasmamasse, so muss man wohl das Vorhandensein einer allseitigen farblosen Hautschicht annehmen. Aber auch vom Centalkörper muss das Chromatophor durch eine farblose Plasmaschicht geschieden sein, in welcher die den Centalkörper umgebenden körnigen Einschlüsse der Zelle vorkommen. Es ergibt sich dies aus den Bildern, die der Centalkörper darbietet, wenn er in eine Vacuole vorragt; er erscheint dann von dem Chromatophor entblösst, hat aber die Körnerschicht aufgelagert.

1) G. Haberlandt, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen (Flora 1888).

2) a. a. O., S. 475.

Schon von mehreren Beobachtern ist das Vorkommen von Vacuolen in Cyanophyceenzellen constatirt, jedoch im Allgemeinen als der Beginn des Absterbens des Protoplasts aufgefasst worden. Nur Hieronymus ist anderer Meinung, da er am Schlusse seiner Arbeit sagt: „Schliesslich möge hier noch erwähnt werden, dass ich nicht nur, wie oben erwähnt, bei degenerirten Zellen in der grünen Rindenschicht, sondern im übrigen Zellplasma, besonders zwischen der Rindenschicht und dem Centralkörper, aber auch zwischen den Fadentheilen des letzteren Vacuolen auch bei ganz lebenskräftigen Zellen gefunden habe.“ Bei den meisten von mir untersuchten Cyanophyceen habe ich wenigstens hin und wieder Vacuolen angetroffen. Bei *Gloeotrichia Pisum* (und wahrscheinlich noch anderen *Rivulariaceen*) sind die Vacuolen eine ganz normale und constante Erscheinung in der Zelle. Nur in den jugendlichen, sich lebhaft theilenden Zellen fehlen sie gänzlich; sobald aber eine Zelle in eine Dauerzelle übergeht, wird sie vacuolenhaltig. Am häufigsten, wenn normaler Weise vielleicht nicht ausschliesslich, finden sich die Vacuolen zwischen dem Chromatophor und dem Centralkörper vor und trennen, wenn in der Zelle mehrere Centralkörper vorhanden sind, diese, wie schon früher erwähnt, von einander ab. Eine Isolirung der Vacuolen mit Vries' 10procentiger Eosin-Kalisalpeterlösung, welche sonst so gute Ergebnisse liefert, habe ich nicht erzielen können.

Einander sehr widersprechende Vorstellungen herrschen über den Ort des Vorkommens und die Art der Beschaffenheit der in den Cyanophyceenzellen auftretenden körnigen Gebilde. Bezüglich des ersteren Punktes liegen nach meinen Befunden, wie schon aus früherer Darstellung ersichtlich ist, die Körner stets ausserhalb des Centralkörpers; das gilt nicht bloss für *Gloeotrichia*, sondern auch für alle übrigen untersuchten Formen. Sehr häufig sind die Körner auf die nächste Umgebung des Centralkörpers beschränkt, hier aber wohl immer, wenn auch manchmal sehr spärlich, vorhanden. Ich habe bereits oben dargelegt, dass sie hier zusammenfallen mit Zacharias' „Centralsubstanz“ und den „rothen Körnchen“ Bütschli's, allerdings, wie ich gleich erwähnen muss, nicht alle, sondern nur eine bestimmte, weiter unten zu nennende Art derselben. Ebenso ist schon wiederholt auf den Umstand aufmerksam gemacht worden, dass unter den centralen Körnern eines durch bedeutende

Grösse hervorstechen und einen Nucleolus vortäuschen kann. Die Körner liegen dem Centalkörper gewöhnlich ganz dicht an; man findet aber manchmal einzelne auch mehr oder weniger weit weg von diesem entfernt im Chromatophor, und solche vermitteln gleichsam (allerdings nur topographisch) einen Uebergang zu jenen, welche ausschliesslich in der Peripherie des gefärbten Protoplasmas auftreten. Diese letzteren kommen in manchen Zellen in grosser Anzahl vor (Fig. 8) und sind dann meist beträchtlich grösser als die centralen derselben Zelle; im Uebrigen kann aber die Grösse der peripheren wie der centralen Körner in verschiedenen Zellen eine recht verschiedene sein.

Was nun die Frage anbelangt, ob die geschilderten körnigen Einschlüsse alle gleichartige Gebilde darstellen oder durch besondere Eigenschaften sich als verschieden von einander charakterisiren, so fand ich, dass mindestens zwei Kategorien derselben zu unterscheiden sind. Die einen bestehen aus fester Substanz (ob immer?), werden von 0,3procentiger Salzsäure leicht gelöst, lassen sich bei der Lebendfärbung der Zelle durch Methylenblau, worauf noch die Sprache kommen wird, nicht färben und nehmen mit Hämatoxylin verhältnissmässig langsam eine rein blaue Farbe an. Sie sollen im Nachfolgenden als Cyanophycinkörner bezeichnet werden, ein Name, der zuerst von Hieronymus angewendet worden ist<sup>1)</sup>; nach diesem Autor stellen sie Krystalle des enneasymmetrischen Systems dar. In den überwinternden Gloeotrichia-Zellen erwiesen sich, wenn wir von der Spore absehen, nur die peripheren Körner als Cyanophycinkörner, während die centralen der anderen Art angehörten. Diese letzteren, die ich mit Schmitz<sup>2)</sup> Schleimkugeln nennen will, besitzen allem Anschein nach eine zähflüssige Consistenz, sind in 0,3procentiger HCl unlöslich, speichern Methylenblau in hohem Grade und zeigen bei Hämatoxylintinktionen, wobei sie sich ziemlich rasch färben, einen röthlichen Farbenton, wie es Bütschli für seine „rothen Körnchen“, mit denen sie, wie mit der „Centralsubstanz“, identisch sind, zuerst beobachtet hat<sup>3)</sup>. Die Eigenschaft der Schleim-

1) a. a. O., S. 479.

2) Sitzungsber. der niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1879, S. 8 des Sonder-Abdrucks.

3) Ganz ähnliche Reactionen wie die Schleimkugeln geben die glänzenden kugeligen Inhaltsgebilde der Diatomeen-Zellen.

kugeln, sich mit Hämatoxylin rothviolett zu färben, kann nicht etwa davon herrühren, dass sie erst bei der Fixirung Säure speichern, wie dies neuerdings Hieronymus<sup>1)</sup> will, der keinen Unterschied zwischen Cyanophycinkörnern und Schleimkugeln macht. Die saure Reaction muss vielmehr den Schleimkugeln schon von Haus aus zukommen, da die rothe Hämatoxylinfärbung bei den verschiedensten Fixirungsarten gelingt, im Protoplast aber selbst, wie ich auf S. 525 bemerkt habe, nur höchst geringe Spuren von Säuren vorhanden sein können. Wenn Hieronymus wirklich Schleimkugeln stets rein blau gefärbt haben sollte, so hat er eben zuerst die saure Reaction derselben bei seiner Tinctionsmethode durch Ammoniak neutralisirt<sup>2)</sup>. Vereinzelt kann man Schleimkugeln auch ausserhalb der nächsten Umgebung des Centralkörpers im Chromatophor beobachten<sup>3)</sup>.

Ueber die chemische Zusammensetzung beider Kategorien von Körnern bestehen bisher eigentlich nur Vermuthungen, und umfassende Nachforschungen über ihre Natur wären deshalb einmal sehr am Platze. Ob uns die bisher bekannten wenigen Reactionen, welche die Schleimkugeln geben, berechtigen, auf den Gehalt einer nukleinartigen Substanz in denselben zu schliessen, wie es Zacharias für die „Centralsubstanz“ annimmt, ist nach meiner Ansicht zweifelhaft. Gänzlich unbegründet sind aber jedenfalls die diesbezüglichen Annahmen von Zukal und Hieronymus für die „Körner“ überhaupt. Beide Autoren sind zu der Annahme, dass die Körner Eiweisskörper enthalten, nur durch die unrichtige Vorstellung gekommen, die sie sich über den Protoplasmaabau der Cyanophyceenzelle gebildet haben. Auf die Angaben von Zukal, der gleich Hieronymus nicht zwischen den Schleimkugeln und Cyanophycinkörnern unterscheidet und beide für Zellkerne hält, werde ich noch bei Tolypothrix zu sprechen kommen. Nach Hieronymus soll

1) Botan. Zeitung 1893, S. 77.

2) Ausgeschlossen bleibt es allerdings nicht, dass sich Schleimkugeln unter Umständen vielleicht von vornherein mit Hämatoxylin blau färben können (s. Bütschli, a. a. O., S. 13). Bei kleinen, intensiv gefärbten Schleimkugeln ist es häufig unmöglich zu entscheiden, ob sie blau oder rothviolett gefärbt sind.

3) Weitere Untersuchungen müssen uns darüber Aufschluss geben, ob nicht innerhalb der von mir als Schleimkugeln zusammengefassten Gruppe von körnigen Gebilden zwei oder mehrere verschiedene Arten zu unterscheiden sind, denen eine Reihe gemeinsamer Reactionen zukommt.



der Centralkörper aus einem einzigen Fadenknäuel bestehen, in welchem gewissermassen als Analoga der Chromatinkörner der echten Zellkerne sämtliche „Körner“ liegen; die peripheren sollen durch die Lockerung und Abwicklung der äusseren Fadenstücke, welche sich zwischen die supponirten Chromatophorenfibrillen einschieben, in ihre exponirte Lage gebracht werden. Ich kann mich hier, wenn ich von der Differenz absehe, die zwischen Zacharias und mir über den Ort des Auftretens der „Centralsubstanz“, bezw. der „rothen Körnchen“ herrscht, nur dem anschliessen, was er diesbezüglich an angeführter Stelle gegen Hieronymus vorbringt. Ich habe allerdings nicht selten Körner, namentlich Schleimkugeln, zu Reihen verbunden angetroffen, und glaube auch, die letzteren bei *Tolypothrix* öfters in einem Plasmafaden gesehen zu haben. Allein von einem Baue des Centralkörpers, wie ihn Hieronymus annimmt, kann nach dem, was ich bis jetzt über *Gloeotrichia* mitgetheilt habe, keine Rede sein. Der Centralkörper ist, wie etwa eine Vacuolenwand, ein in sich geschlossenes Ganze und wird von einem Plasma umgeben, das wahrscheinlich öfters zum Theil in Form von Strängen ausgebildet sein mag, in welchen dann die Schleimkugeln vorkommen<sup>1)</sup>. Von einem continuirlichen Zusammenhange peripherer Cyanophycinkörner und centraler Schleimkugeln habe ich nie etwas wahrnehmen können.

Bezüglich der Bedeutung der Körner für die Zelle sind wir wie bezüglich ihrer Zusammensetzung auch nur auf Muthmassungen angewiesen. Doch dürfte man nicht fehl gehen, wenn man die Cyanophycinkörner als das erste sichtbare Assimilationsproduct der Chromatophorenthätigkeit ansieht<sup>2)</sup>. Die Thatsache, dass in absterbenden Zellen häufig eine Anhäufung der Cyanophycinkörner zu beobachten ist, kann nicht dagegen sprechen; eine ähnliche Anhäufung ist ja auch von Stärkekörnern bei absterbenden Algenzellen zu constatiren. Gänzlich unbekannt bleibt vorderhand die Rolle, welche die Schleimkugeln in dem Leben des Protoplasts spielen.

Ich habe jetzt noch einer Erscheinung Erwähnung zu thun, die höchst charakteristisch ist für den Centralkörper nicht bloss von

---

1) Ein solches Plasmanetz dürfte Bütschli veranlasst haben, auch dem Centralkörper einen wabigen Bau zuzuschreiben.

2) Wahrscheinlich entstehen sie in den gefärbten Körnchen des Chromatophors.

*Gloeotrichia* Pisam, sondern der Cyanophyceen überhaupt, und die es uns ermöglicht, denselben mit Sicherheit auch innerhalb der lebenden Zelle zu beobachten, wenn er sonst nicht wahrzunehmen ist; es ist dies die leichte Lebendfärbbarkeit desselben durch Methylenblau.

Setzt man einem lebenden *Gloeotrichia*-Präparat eine etwa 0,01 procentige Methylenblau-Lösung<sup>1)</sup> zu, so kann man oft schon nach wenigen Minuten sehen, wie in den von dem Farbstoff umspülten Fäden von der Spitze her die Centralkörper von Zelle zu Zelle sich zu färben beginnen, um mit der Zeit ganz tiefblau zu werden; zuerst und jedenfalls am intensivsten färbt sich die dünne periphere Schicht des Centralkörpers, während es für die Innenmasse desselben oft zweifelhaft bleibt, ob dieselbe eine Färbung angenommen hat oder nicht. Die Färbung beschränkt sich anfangs nur auf den Centralkörper; sobald dieser aber anfängt, einen dunkleren Ton anzunehmen, beginnen sich auch die ihn umlagernden, beziehungsweise im Chromatophor zerstreut vorkommenden Schleimkugeln zu färben, bis auch sie tief tingirt, endlich fast schwarz erscheinen. Die weitere Einwirkung des Methylenblaus giebt sich dann darin kund, dass im Chromatophor zahlreiche Vacuolen aufzutreten beginnen, welche immer grösser werden und sich schliesslich mit den eventuell schon vorhandenen normalen Vacuolen vereinigen; der Zellsaft wird in diesem Stadium gleichfalls blau gefärbt. Nach diesem Endeffect der Lebendfärbung pflegt der Tod der Zelle einzutreten.

Eine sichere Lebendfärbung des Protoplasmas durch Methylenblau ist bei den Pflanzen bis jetzt nicht beobachtet worden<sup>2)</sup>; stets waren es nur Vacuolen oder diesen verwandte Organe, an denen eine Speicherung des genannten Farbstoffes festgestellt werden konnte. Haben wir es aber im Centralkörper, wie es wenigstens für seine periphere Partie der Fall sein dürfte, mit einem protoplasmatischen Gebilde zu thun, so weichen die Cyanophyceen durch ihr Verhalten von allen Pflanzen ab. Möglich wäre es allerdings, dass die Speicherung des Methylenblaus innerhalb der peripheren Schicht des Centralkörpers in ganz kleinen, vielleicht mit den Schleimkugeln identischen Gebilden geschieht.

1) Ich benützte ein von Dr. Gräbler bezogenes Methylenblau nach Koch.

2) Vergl. W. Pfeffer, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen (Untersuchungen a. d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. II, S. 179).

Durch welche Substanz die Speicherung des Farbstoffes im Centralkörper und den Schleimkugeln bedingt wird, vermag ich nicht zu sagen; sicher ist nur, dass es Gerbstoff, welcher unter den die Speicherung des Methylenblaus hervorrufenden Körpern bis jetzt allein als solcher von Pfeffer<sup>1)</sup> erkannt worden ist, nicht sein kann, da bekanntlich Gerbstoff in den Cyanophyceenzellen nicht nachzuweisen ist.

Zu Versuchen, Lebendfärbung mit einigen anderen Anilinfarben zu erzielen, wurden Bismarckbraun, Methylviolett und Fuchsin<sup>2)</sup> herangezogen. Mit Bismarckbraun misslang der Versuch gänzlich; es äussert bald giftige Wirkungen auf den Protoplast, ruft im Chromatophor Vacuolenbildung hervor und führt in Kürze den Tod der Zelle herbei. Gute Resultate ergaben hingegen Methylviolett und Fuchsin; mit dem ersteren Farbstoff ist es bereits Zacharias gelungen, bei *Oscillaria* den Centralkörper, bezw. die Schleimkugeln in der lebenden Zelle zu färben<sup>3)</sup>. Die Wirkung des Methylvioletts und des Fuchsins auf die Zelle ist eine ganz ähnliche wie jene des Methylenblaus; die Bilder jedoch, die man mit ihnen erhält, sind bei Weitem nicht so rein und instructiv wie bei der Anwendung des Methylenblaus, mit dessen Hülfe man ohne Schwierigkeit sehr distincte Färbungen des Centralkörpers erzielen kann.

---

Die so befremdliche Thatsache des Vorkommens mehrerer, in der Grösse oft sehr ungleicher Centralkörper in derselben Zelle ist nicht etwa die Folge davon, dass die *Gloeotrichia* durch den Aufenthalt im warmen Zimmer den Winter über zu abnormen Wachstumsvorgängen veranlasst worden ist; wir begegnen vielmehr derselben Erscheinung in etwas anderer, aber nicht minder mannigfaltiger Form an den am natürlichen Standort herangewachsenen Fäden. Ich muss deshalb noch in Kürze auf die Verhältnisse eingehen, wie sie sich diesbezüglich für die Zellen der normal ent-

---

1) a. a. O.

2) Sämmtlich von Dr. Gräbner bezogen.

3) Botan. Zeitung 1890, S. 21 und 25. Vergl. hierzu auch die Angaben von Marx.

wickelten Colonien ergeben. Die Resultate gewann ich an in 2procentiger wässeriger Sublimatlösung aufbewahrtem Material, das je nach Umständen mit Hämatoxylin oder Methylenblau gefärbt wurde.

Die rundlichen Meristemzellen an der Basis des Fadens enthalten einen einzigen grossen Centralkörper, welcher dicht umgeben erscheint von zahlreichen Cyanophycinkörnern (Fig. 9, m). Sobald eine solche isodiametrische Zelle eine Längsstreckung erfährt, zertheilt sich, zwar nicht immer, aber doch, soviel ich beobachten konnte, in der Mehrzahl der Fälle, bevor noch Vacuolen auftreten, der sich gleichfalls streckende Centralkörper in eine Anzahl kleinerer Tochtertheile, welche zunächst zu einem centralen Längsfaden angeordnet beisammen bleiben und oft so wenig auseinanderweichen, dass es schwer hält, die Gliederung des Centralfadens zu erkennen; oft bin ich, namentlich bei stärker gefärbten Präparaten, in Zweifel geblieben, ob ein solcher Centralfaden noch einfach oder schon zertheilt war. Die Cyanophycinkörner treten nunmehr nur peripher im Chromatophor auf; sie kommen oft in zahlreichen hintereinander liegenden Zellen in grosser Menge vor (Fig. 10), können aber häufig gänzlich fehlen. Die kleinen Körnchen, die man jetzt am Centralkörper findet und von denen nur einzelne hier und da eine bedeutendere Grösse aufweisen, sind Schleimkugeln; sie scheinen nie zu fehlen. Bald beginnen in den Zellen Vacuolen zu entstehen, und nun lassen sich bezüglich der Ausbildung der Centralkörper die verschiedenartigsten Variationen beobachten. Dieselben werden zum guten Theile durch die Vacuolen selbst bedingt, welche bald nur an den Enden, bald in der Mitte, bald an mehreren Punkten der Zelle zugleich zwischen den Centralkörpern und dem Chromatophor auftreten, ferner aber auch dadurch, dass die Zellen immer noch durch Einschiebung von Querwänden sich theilen können, wobei nicht selten zwei in Bezug auf die Ausbildung der Vacuolen und Centralkörper sehr ungleiche Tochterzellen hervorgehen; schon der Vergleich der wenigen Figuren 10—14 wird die grosse Mannigfaltigkeit, welche so in der Anzahl, Grösse und Vertheilung der Centralkörper in den Zellen desselben Fadens hervorgerufen wird, hinreichend erkennen lassen. Durch die Vacuolen werden nicht selten Centralkörper seitlich verschoben und in der Mitte so stark ausgezogen, dass die beiden Hälften oft nur mehr durch ein langes, feines Verbindungsstück zusammenhängen (Fig. 11); häufig scheint ein Zerreißen

solcher Verbindungsfäden zu erfolgen, so dass auch auf diese Weise eine Vermehrung der Centralkörper in der Zelle eintreten dürfte. Die Vacuolen treten, wie schon erwähnt, zwischen Centralkörper und Chromatophor auf; doch muss ihre nähere Entstehung noch eingehender verfolgt werden, da man in vielen Zellen Bilder zu sehen bekommt, welche sehr dafür zu sprechen scheinen, als ob die Vacuolen im Centralkörper ihren Ursprung nehmen könnten.

Die langen Endzellen des Fadens, welche wahrscheinlich als Absorptionszellen fungieren, kommen wohl dadurch zu Stande, dass in den schon vacuolenführenden Zellen der Fadenspitze fortgesetzt Quertheilungen und Längsstreckungen stattfinden, ohne dass zugleich die Chromatophoren- und Centralkörpersubstanz an Masse zunimmt; daraus müssen schliesslich Zellen resultiren, deren Lumen fast ganz von dem Zellsaft Raum eingenommen wird und in deren dünnem peripheren Plasmabeleg sich von dem Chromatophor und dem Centralkörper nur mehr, wenn ich so sagen darf, kleine Splitter vorfinden. Vielfach konnte ich die Centralkörper in diesen Zellen überhaupt nicht nachweisen, jedoch wohl nur aus dem Grunde, weil bei dem Umstande, als sich hier die verschleimenden Aussenschichten der Wände mit Hämatoxylin allzu intensiv mitfärben, der Einblick in das Zellinnere sehr erschwert wird, während wiederum an anders gefärbten Präparaten die Centralkörper in Folge mangelhafter Differenzirung der Färbung nicht mehr hervortreten; die Ausführung von Lebendfärbungen durch Methylenblau dürfte uns hier seiner Zeit Auskunft darüber ertheilen, ob die Centralkörper in den Absorptionszellen schliesslich wirklich verschwinden oder nur, wie ich glauben möchte, in sehr kleinen Theilen vorhanden sind.

Die Heterocyste (Fig. 9, h) enthält, so lange sie mit der Sporenzelle in directer plasmatischer Verbindung steht, stets nur einen einzigen grossen Centralkörper. Die klumpigen Massen, welche dem halsförmigen Fortsatz der Zelle gegen die Spore hin anliegen und später, wenn der Zusammenhang zwischen beiden unterbrochen wird, den Eingang in die Heterocyste wie ein Pfropfen verschliessen, aber auch an anderen Stellen des Protoplasts, um den Centralkörper herum wie auch in der Peripherie des Chromatophors, vorkommen können, sind nichts anderes als gleichsam abnorm herangewachsene Cyanophycinkörner, welche eine unregelmässige Gestalt annehmen, sich häufig zu mehreren aneinander legen und dann zweifellos auch mit-

einander verschmelzen können; nicht selten treten im Inneren dieser Massen grosse vacuolenähnliche Hohlräume auf. Die Consistenz der Massen schien mir öfters eine zähflüssige zu sein. Ob auch eine Substanzänderung vorliegt, bleibt vorderhand unentschieden; die Reactionen, welche die Massen geben, weichen, soviel ich gesehen, von jenen der gewöhnlichen Cyanophycinkörner nicht ab. Mit dem Aelterwerden der Heterocyste treten Vacuolen in ihr auf, welche schliesslich den grössten Theil der Zelle einnehmen können. Erwähnen will ich, dass sich an den cultivirten Gloeotrichien einzelne Heterocysten lebend erhalten hatten, welche in dem von dem grossen Zellsafräume gegen den Hals hin verdrängten Chromatophor mehrere kleine Centralkörper aufwiesen; es kann also unter Umständen auch hier eine Zertheilung des sonst in der Einzahl vorhandenen Centralkörpers eintreten.

In der Spore ist gleichfalls, so lange dieselbe im Wachsthum begriffen ist, sicher nur ein einziger dicker und langer Centralkörper vorhanden, welcher schon von den ersten Stadien der Spore an ganz dicht von grossen Cyanophycinkörnern umgeben wird (Fig. 9, s). Aber auch im ausgewachsenen Zustande scheint die Spore bis zu ihrer Keimung den nun ungewöhnliche Dimensionen aufweisenden Centralkörper ungetheilt zu enthalten; wenigstens konnte ich nie mit Sicherheit eine Zusammensetzung desselben aus kleineren Theilen erkennen, wobei ich allerdings betonen muss, dass hier die Untersuchung durch die anlagernden Körner, welche sich ja alle bei Tinctionen mitfärben, ungemein erschwert wird<sup>1)</sup>. Die Hauptmasse der körnigen Gebilde besteht aus Cyanophycinkörnern; zwischen diesen finden sich aber immer auch in grösserer oder geringerer Anzahl Schleimkugeln vor, welche gewöhnlich bedeutend kleiner sind, vereinzelt jedoch ganz die Grösse der Cyanophycinkörner erreichen. Einzelne kleine Cyanophycinkörner findet man bisweilen etwas weiter weg vom Centralkörper in das gefärbte Plasma vorspringen, sonst ist aber der periphere Theil des Chromatophors von Cyanophycin-

---

1) Da sich die die Spore einhüllende Scheide gleichfalls so intensiv mitfärbt, dass sie den Einblick in den Sporenbau unmöglich macht, so muss man die Spore von ihr befreien; dies erreicht man am besten durch den einfachen Kunstgriff, dass man am Objectträger dem mit Deckglas bedeckten, in Alkohol liegenden Präparate eine grössere Menge Wasser zusetzt; durch das Eindringen desselben wird dann leicht eine Anzahl von Sporen aus den Scheiden herausgedrängt.

körnern gänzlich frei. Die Keimung der Spore erfolgt in der Weise, dass sie durch Ausbildung von Querwänden in eine grössere Anzahl von kurzen Zellen zerfällt; der so gebildete Faden zersprengt die äussere dicke Sporenwand, nimmt durch fortgesetzte Zelltheilung rasch an Länge zu (Fig. 15) und schlüpft endlich unter oscillarienartiger Bewegung aus seiner Umhüllung heraus. Häufig schon, wenn der junge Faden noch in der Spore eingeschlossen ist, gewöhnlich aber erst nach Sprengung derselben, sieht man, wie im Chromatophor stark lichtbrechende, schwarze, rundliche Massen auftreten (Fig. 16), welche in Alkohol, verdünnter Essig- und Ameisensäure leicht löslich sind; es liegt hier die interessante Thatsache vor, dass bei der Sporenkeimung, jedenfalls auf Kosten der als Reservesubstanz fungirenden Cyanophycinkörner, Oel gebildet wird<sup>1)</sup>. An fixirten und von dem Oel befreiten Fäden kann man constatiren, dass in jeder Zelle ein grosser, rundlicher Centralkörper vorhanden ist, der von grösseren und kleineren Cyanophycinkörnern und Schleimkugeln dicht umgeben wird; dass das Oel ausserhalb dieses Centralkörpers und ausserhalb der Körnerschicht liegt, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man Lebendfärbungen mit Methylenblau vornimmt. Ob die vorhandenen Cyanophycinkörner noch identisch sind mit den in der ruhenden Spore enthaltenen Reservestoffkörnern oder ob sie bereits eine Neubildung darstellen, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden; wahrscheinlicher erscheint mir das letztere. Weiter als bis zu dem geschilderten Zustande konnte die Entwicklung der jungen Fäden nicht verfolgt werden.

*Tolypothrix lanata.*

(Fig. 17—22.)

Diese Cyanophyceen, deren reich verzweigte Fäden sich zu spangrünen Flocken oder grösseren Watten zusammensetzen, zeigt nicht bloss in ihrer äusseren Ausbildung<sup>2)</sup> grosse Variabilität, sondern

1) Zukal hat zuerst das Vorkommen von Oel in Cyanophyceenzellen festgestellt (a. a. O., S. 314); allerdings verlegt er dasselbe gleich den „Zellkernen“ in das „Cytoplasma“.

2) So wechselt beispielsweise die Dicke der Scheiden oft an einem und demselben Faden sehr bedeutend; die dünneren Scheiden pflegen ohne Anwendung von Quellungsreagentien eine Schichtung nicht zu zeigen, während an den dickeren häufig eine deutliche Differenzierung in mehrere Schichten zu beobachten ist.

weist auch in der Ausgestaltung ihrer Protoplaste, häufig im Verlaufe eines und desselben Fadens, sehr mannigfaltige Verhältnisse auf. Das oft ganz abweichende Aussehen verschiedener Zellen wird jedoch nicht, wie dies zum grossen Theile bei *Gloeotrichia* der Fall ist, durch den Centralkörper verursacht, welcher hier in der Einzahl gefunden wird und bezüglich seines Dickendurchmessers in den Zellen desselben Fadens nur geringen Schwankungen unterworfen erscheint; sie beruht vielmehr in der Hauptsache auf der verschiedenartigen Ausbildung der körnigen Protoplasmaeinschlüsse, wozu sich noch das Auftreten grösserer Vacuolen gesellen kann.

Die gewöhnlichste Art, wie sich uns die Fäden rücksichtlich ihres inneren Baues darstellen, ist die, dass in dem Fadenende, welches gewöhnlich gelblichgrün gefärbt ist und mit tonnenförmigen Zellen beginnt, der Centralkörper zunächst nur von kleinen, manchmal recht winzigen und nicht eben zahlreichen Cyanophycinkörnchen umlagert wird (Fig. 17) und dann meist schon ohne Anwendung irgend welcher Präparationsweisen deutlich zu beobachten ist, ein Umstand, auf den bereits Wille<sup>1)</sup> und später Zacharias<sup>2)</sup> aufmerksam gemacht haben. Mit dem Anwachsen der Entfernung vom Fadenende werden die Zellen cylindrisch, ihr Chromatophor erhält allmählich eine spangrüne Färbung, und zugleich wächst sehr rasch die Grösse und Anzahl der Cyanophycinkörner um den Centralkörper herum an und bleibt endlich auf lange Strecken hin ziemlich constant. Die Cyanophycinkörner kommen hier, es ist dies für *Tolyptrix* charakteristisch, constant in der nächsten Umgebung des Centralkörpers vor, und nur vereinzelt bemerkt man welche, die weiter weg von ihm entfernt im Chromatophor sich befinden. Wo sie in geringerer Anzahl auftreten, kann man häufig ganz deutlich erkennen, dass sie dem Centralkörper in mehr oder weniger parallelen Längsreihen anliegen, und öfters glaube ich auch gesehen zu haben, dass sie in einer solchen Reihe, wie es Hieronymus will, durch einen Plasmafaden zusammengehalten werden.

Schleimkugeln dürften sich, untermischt mit den Cyanophycinkörnern, wohl in jeder Zelle vorfinden, sind aber häufig so klein,

1) Ueber die Zellkerne und die Poren der Wände bei den *Phycochromaceen* (Ber. d. deutschen botan. Ges., Bd. II, S. 243).

2) Beiträge zur Kenntniss des Zellkernes und der Sexualzellen (Botan. Zeitung 1887, S. 301).



dass sie ohne Anwendung von Reagentien oder Färbemitteln leicht übersehen werden können, namentlich bei einem etwas grösseren Reichthum der Zelle an Cyanophycinkörnern; wie bei den letzteren lässt sich auch bei ihnen unter Umständen eine Anordnung zu Reihen constatiren. Durch Lebendfärbung der Zelle mit Methylenblau oder durch Behandlung mit Hämatoxylin lassen sich nicht zu kleine Schleimkügelchen leicht nachweisen. Eine besonders bequeme Methode aber, sich rasch von ihrem Vorhandensein oder Fehlen zu überzeugen, bietet die Behandlung der lebenden Fäden mit 0,3 procentiger HCl oder Millon'schem Reagens. Die Salzsäure, welche die gleichzeitig mitvorkommenden Cyanophycinkörner auflöst, lässt die Schleimkügelchen sehr scharf hervortreten. Unter dem Einflusse des Millon'schen Reagens quellen die Schleimkügelchen sehr stark<sup>1)</sup>, und die grösseren bilden dann im Querschnitte ringförmige, durch ihren Lichtglanz sehr auffallende Gebilde (Fig. 19, II, welche der Fig. 15 in Zacharias' Arbeit entspricht).

Es kommt nun nicht selten vor, dass eine, auch mehrere Schleimkügelchen eine unverhältnissmässige Grösse erreichen (Fig. 18, 19, 22) und dann das gewöhnliche Aussehen der Zelle wesentlich verändern. Solche grosse Schleimkügelchen pflegen dort, wo sie einmal vorhanden sind, auf grössere Strecken hin in jeder Zelle des Fadens vorzukommen, und häufig findet man sie in sämtlichen Zellen eines Fadens. Sie sind durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet, mit dem jedenfalls auch die Erscheinung im Zusammenhange steht, dass sie von einem breiten lichten Hofe umgeben erscheinen (Fig. 18); an den grösseren kann man deutlich erkennen, dass ihr Centrum aus einer röthlichen, weniger dichten Masse besteht, während die dichtere Peripherie im bläulichen Lichte leuchtet. Zwischen dem Auftreten von Cyanophycinkörnern und diesen Schleimkügelchen scheint ein gewisser Zusammenhang zu bestehen, indem man sehr häufig in solchen Zellen, welche mehrere grosse Schleimkügelchen führen, auffallend wenige und nur kleine oder überhaupt keine Cyanophycinkörner vorfindet<sup>2)</sup>.

1) Die ganze Zelle hingegen contrahirt sich unter dem Einflusse dieses Reagens sehr auffallend (vergl. Fig. 19, I u. II, und Fig. 39, I u. II).

2) Vergl. hierzu auch die Angaben von Zacharias über die Abhängigkeit des Vorkommens und Fehlens der Centralsubstanz von Kulturbedingungen (Botan. Zeitung 1890, S. 49).

Zukal, dessen Cyanophyceen-Beobachtungen in der Hauptsache auf *Tolypothrix lanata* basiren, unterscheidet nicht zwischen Schleimkugeln und Cyanophycinkörnern<sup>1)</sup> und spricht beide als Zellkerne an. Allein mit Recht sagt Zacharias: „Jede thatsächliche Grundlage fehlt der Ansicht Zukal's von der Zellkernnatur der Körner. Mit demselben Recht könnte man jeden beliebigen Inhaltkörper einer Zelle als Zellkern betrachten“<sup>2)</sup>. Man kann Zukal bei den weitgehenden Schlüssen, zu denen er auf Grund seiner Untersuchungen gelangt, den Vorwurf nicht ersparen, dass er bei seinen Beobachtungen viel zu wenig kritisch vorgegangen ist. Dass zwei oder mehrere „Nucleolen“ miteinander verschmelzen können, das mag ja sein; man erhält thatsächlich manchmal den Eindruck, als könnten sich kleinere Schleimkugeln zu einer grossen vereinigen. Aber schon mit grosser Vorsicht muss man die Angabe des Autors aufnehmen, dass aus dem Nucleolus, also einer Schleimkugel, durch fortgesetzte Theilung die Cyanophycinkörner hervorgehen. Von solchen Theilungsstadien, wie sie Zukal in der Zelle b der Fig. 2 und in Fig. 14 darstellt, habe ich nie etwas sehen können; ich habe oben erwähnt, dass die Körner nicht selten in deutlichen Längsreihen sich um den Centralkörper gruppiren und anscheinend durch einen Plasmafaden zusammengehalten werden, und möchte glauben, dass solche Bilder Zukal zu der Meinung verführt haben werden, sich theilende Körner vor sich zu haben. Völlig unrichtig ist jedenfalls die Behauptung Zukal's, dass die „Zellkerne“ zu gewissen Zeiten von besonderen Plasmahüllen umgeben sind und nackte Zellen im Inneren des Protoplasts darstellen. In seinen Fig. 1, 2 u. 12a mag wohl eine Verwechselung mit dem Centralkörper vorliegen, den Zukal für Cytoplasma erklärt; allein die Zeichnungen der Fig. 3b u. c und 8 kann ich mir nicht anders erklären, als dass Zukal den die Schleimkugeln umgebenden lichten Hof, der bloss der Ausdruck einer optischen Erscheinung ist, für Protoplasma gehalten hat. Dagegen hat Zukal in gewissem Sinne Recht, wenn er das schwankende

1) Wenn Zukal bestreitet, dass die „Körner“ bei Anwendung von 1 procentiger HCl verschwinden (a. a. O., S. 310), so kann sich seine Behauptung nur auf die Schleimkugeln beziehen; bei den Cyanophycinkörnern hält er dann die nach der Säurewirkung zurückbleibenden Plasmahohlräume für die Gerüste seiner „Zellkerne“.

2) Botan. Zeitung 1892, S. 624.

Vorkommen der „Centralsubstanz“ in Beziehung zu seinen „Zellkernen“ zu bringen sucht, obgleich, wie aus meinen bisherigen Darstellungen erhellt, hier nur die Schleimkugeln in Betracht kommen.

Am Chromatophor konnte ich mich nicht mit Sicherheit davon überzeugen, ob der Farbstoff an kleine Körnchen gebunden ist. Dagegen liess sich der wabige Bau an vielen Zellen besonders schön beobachten. Er ist gewöhnlich schon an lebenden, dem natürlichen Standorte entnommenen Fäden, besonders in den Zellen der Fadenspitze, deutlich wahrzunehmen, tritt aber bei Behandlung der Zellen mit Methylenblau oder 2procentiger Ameisensäure<sup>1)</sup> noch besser hervor (Fig. 20).

Grössere Vacuolen finden sich namentlich in den Zellen der Fadenspitze, aber auch sonst nicht selten vor. Sie schieben sich zwischen das Chromatophor und den Centralkörper ein und ändern die Gestalt des letzteren oft stark ab<sup>2)</sup>. Doch ist das Vorkommen von Zellsafräumen bei Weitem keine so regelmässige Erscheinung wie bei *Gloeotrichia* und dürfte demselben hier wohl eine mehr secundäre Bedeutung zukommen.

Die Heterocysten, deren Grösse ziemlich wechselt, besitzen wie die übrigen Zellen einen einzigen grossen Centralkörper, der von grösseren oder kleineren Cyanophycinkörnern oder Schleimkugeln umgeben sein kann (Fig. 21, 22). Auch hier leiten die grossen sphärischen Massen, welche meist der Pore der Querwand aufsitzen, ihren Ursprung zweifelsohne von den Cyanophycinkörnern ab. Vacuolen kommen in dem ockergelb gefärbten Chromatophor der Heterocysten nicht selten vor.

### *Sphaerozyga oscillarioides.*

(Fig. 23.)

Eine jedenfalls noch in den Formenkreis der *Sphaerozyga oscillarioides* Kütz. fallende Nostochacee bildet zeitweise auf der Wasseroberfläche einer Hydromystria-Cultur des Grazer Botanischen Gartens

---

1) Die Ameisensäure bewirkt häufig bei einzelnen Zellen ein Zerplatzen derselben; die unter ihrer Einwirkung absterbenden Centralkörper färben sich leicht mit dem aus dem Chromatophor hinausdiffundirenden Phycocyan.

2) Wie bei *Gloeotrichia* sind auch bei *Tolypothrix* häufig Bilder zu sehen, wo eine Vacuole scheinbar im Centralkörper ihren Ursprung nimmt.

festen, spangrüne Häutchen, welche durch die vergallertenden Aussenmembranen der Einzelfäden hervorgerufen werden; auch die Mittelschicht der Querwände vergallertet etwas, so dass die einzelnen Zellen des Fadens scheinbar isolirt zu einer Reihe angeordnet erscheinen. Die Sporen kommen zwar häufig zu je einer oder mehreren rechts und links von der Heterocyste vor, sind aber durchaus nicht an diesen Ort gebunden, sondern können ebenso gut mitten unter den gewöhnlichen Zellen auftreten.

Der Centralkörper, stets nur in der Einzahl vorhanden und der Ausbildung der dreierlei verschiedenen Arten von Zellen entsprechend in jeder etwas verschieden gestaltet, wird von winzig kleinen Schleimkugeln umgeben; nur selten habe ich das Auftreten grösserer Schleimkugeln, die unter dem Einflusse des Millon'schen Reagens ein ringförmiges Aussehen annehmen, beobachten können.

Die Cyanophycinkörner treten in den vegetativen Zellen ausschliesslich in der Peripherie des Chromatophors auf. Dasselbe ist auch der Fall in den jungen Sporen. In reifen Sporenzellen hingegen sind die Körner dicht um den Centralkörper herum gelagert und von der Membran durch eine manchmal recht dicke Chromatophorenschicht getrennt. Eine Auflösung der peripheren Körner und eine Regenerirung derselben in der Nähe des Centralkörpers scheint nach den zahlreichen Uebergängen zwischen unreifen und reifen Sporen, die ich zu beobachten Gelegenheit gehabt habe, ausgeschlossen; ob aber die Körner beim Heranreifen der Sporen direct gegen die Mitte der Zelle zu wandern oder ob die äussere Chromatophorenschicht auf Kosten der inneren, zwischen den Körnern und dem Centralkörper gelegenen, vermehrt wird und so die Körner passiv gegen den Centralkörper hin gedrängt werden, habe ich nicht weiter verfolgt. Die Cyanophycinkörner fehlen nur einzelnen Fäden gänzlich. Ihre Gestalt ist bisweilen eine recht unregelmässige.

Eine Structur des Chromatophors konnte ich bei der Kleinheit der Zellen und dem enormen Reichthum derselben an Cyanophycinkörnern nicht aufdecken.

Theilungsstadien der Zellen, mit einfacher Durchschnürung des Centralkörpers, waren häufig zu beobachten.

*Anabaena Azollae.*

(Fig. 24.)

Diese Cyanophyceae wurde *Azolla caroliniana* entnommen, wo sie bekanntlich in der vom Oberlappen des Blattes gebildeten Höhlung vorkommt. Sie ist durch ihre im Verhältniss zum Durchmesser der Zellen ausnehmend grossen Centralkörper ausgezeichnet, eine Erscheinung, welche, wie das fast constante Fehlen der Cyanophycinkörner, möglicher Weise im Zusammenhange stehen dürfte mit dem symbiotischen Verhältnisse, das wohl unstreitig zwischen der *Azolla* und *Anabaena* obwaltet. Dem Centralkörper sitzen in grösserer Anzahl kleine Schleimkugeln auf, von denen sich für gewöhnlich nicht entscheiden liess, ob sie bei Hämatoxylintinctionen blau oder rothviolett gefärbt waren; nur in einigen wenigen Fällen, wo die Schleimkugeln eine beträchtliche Grösse aufwiesen, konnte mit Sicherheit constatirt werden, dass sie einen röthlichen Farbenton besaßen. Cyanophycinkörner wurden nur selten und nur in geringer Anzahl in der Zelle beobachtet; sie traten zumeist zu je einem an den Querwänden auf. Die in den auffallend zahlreichen Heterocysten vorkommenden grossen Verschlussmassen der Ausführungskanäle sind auch hier wieder nichts anderes als metamorphosirte Cyanophycinkörner, da sie mit solchen in den Reactionen übereinstimmen.

*Nostoc humifusum.*

(Fig. 25—29.)

Diese Art, deren unregelmässige Schleimmassen auf weite Strecken hin die Mauern des Warmhauses des hiesigen Botanischen Gartens überziehen, zeigt in ihrer inneren Ausbildung grosse Uebereinstimmung mit *Sphaerozyga*. Der Centralkörper, dessen Lage im lebenden ungefärbten Zustande durch das lichte Zellencentrum angedeutet wird (Fig. 25, I), nimmt seinem Durchmesser nach etwa ein Drittel des Zellenlumens ein und erscheint, wenn er ein wenig länger gestreckt ist, häufig etwas hin und her gebogen. In vereinzelten Fällen konnte ich grössere Schleimkugeln an seiner Peripherie constatiren. Sonst erschien mir die nächste Umgebung des Centralkörpers frei von körnigen Gebilden. Solche aber, jedenfalls Schleimkugeln, dürften aller Wahrscheinlichkeit nach nicht fehlen,

sondern sich bloss in Folge ihrer geringen Grösse der Wahrnehmung entziehen; sind sie ja doch bei *Sphaerozyga* mit ihren 2—6 mal grösseren Zellen eben noch sichtbar. Auch die Erscheinung, dass die Centralkörper bei Anwendung von Millon'schem Reagens un-  
gemein scharf hervortreten (Fig. 25, II), dürfte auf das Vorhanden-  
sein anlagernder Schleimkügelchen zurückzuführen sein, welche unter der Einwirkung des Reagens quellen, stark lichtbrechend werden und so den Contour des Centralkörpers deutlich erscheinen lassen. Mit Hämatoxylin erzielte ich an den Centralkörpern nie eine rein blaue Färbung, sondern stets eine ins Rothviolette spielende Farbennuance.

Die Cyanophycinkörner sah ich immer nur in der äusseren Peripherie des Chromatophors auftreten. Ihre Grösse und Häufigkeit schwankt sehr. Bei manchen Fäden sind alle Zellen mit zahlreichen grösseren Körnern erfüllt (Fig. 26), während bei anderen die Zellen nur einige wenige, kaum noch deutlich zu unterscheidende Cyanophycinkörnchen aufweisen (Fig. 27) oder von ihnen auch ganz frei sein können. Constant finden sich grössere Cyanophycinkörner in grösserer Anzahl in den Sporen und den aus diesen hervorgehenden jungen Fäden vor (Fig. 28, 29)<sup>1)</sup>.

Vacuolenbildung habe ich an den gewöhnlichen vegetativen Zellen nur in einem einzigen Falle wahrgenommen. Häufiger ist sie in den, wie es scheint, nur eine kurze Lebensdauer besitzenden Heterocysten zu beobachten.

### *Oscillaria.*

(Fig. 30—38.)

Von Oscillarien wurden drei Formen untersucht: Eine braun oder braungrün gefärbte Art mit sehr schmalen Zellen von ziemlich constant 12  $\mu$  zählendem Durchmesser und nicht verdünntem Fadenende, auf welche sehr gut die Beschreibungen von *O. Frölichii* Kg. passen und welche auch identisch sein dürfte mit der von Bütschli

---

1) Interessant ist die Keimung der Sporen. Das Exospor wird nicht, wie bei *Gloeotrichia* und anderen, durch den Druck gesprengt, den die Längsdehnung des sich sonst schon in der Spore theilenden Keimlings auf dasselbe ausübt. Der Keimling bleibt vielmehr ungetheilt, lässt aber reichliche Schleimbildung eintreten, unter deren Wirkung die Sporenhaut platzt und den Keimling austreten lässt. Erst nach seiner Befreiung aus der Spore beginnt sich der junge *Nostoc* zu theilen (vergl. die Fig. 28 u. 29).

in Fig. 17 abgebildeten „dicken, braungrünen Oscillarie aus Süßwasser“; weiters eine lebhaft spangrün gefärbte Form, vielleicht die *O. brevis* Kg., mit durchschnittlich  $6\ \mu$  dicken Fäden mit meist etwas dünnerer und gebogener Spitze; endlich eine schwach spangrün gefärbte, aus  $1\frac{1}{2}$ — $3\ \mu$  dicken Fäden bestehende Art mit  $1\frac{1}{2}$ —2mal so langen als dicken Zellen und stark schnabelförmig verdünntem und gebogenem Fadenende, welche zweifelsohne die *O. leptotricha* Kg. darstellt. Was das Vorkommen, die äussere Gestalt und die Theilung des Centralkörpers dieser Oscillarien anbelangt, so kann ich die Angaben Bütschli's nur vollinhaltlich bestätigen, muss aber bezüglich des feineren Baues des Centraltheils auch hier wieder betonen, dass ich eine wabige Structur desselben nicht feststellen konnte und die „rothen Körnchen“ stets nur an der Peripherie, nie im Innern desselben auftreten sah; auch erhielt ich in Uebereinstimmung mit Zacharias an den Cyanophycinkörnern mit Hämatoxylin eine Färbung derselben.

*Oscillaria Frölichii* (Fig. 30—34). Die Zellen verschiedener Fäden können ein ganz abweichendes Aussehen aufweisen, welches einerseits davon abhängig ist, ob und in welchem Theilungsstadium die Centralkörper sich befinden, andererseits durch die Art und Weise des Auftretens der körnigen Einschlüsse bedingt wird. An vielen Fäden sind sämtliche oder die meisten Zellen durch vollständige Querwände von einander getrennt und nicht in Theilung begriffen (Fig. 30 u. 31). Der schon im lebenden ungefärbten Zustande deutlich hervortretende Centralkörper erscheint dann entweder gleichmässig von grösseren und kleineren Körnern umgeben (Fig. 30) — ein Fall, der nicht besonders häufig zu sein scheint — oder die körnigen Gebilde, wenigstens die grösseren, sind ganz oder fast ganz auf die flache den Querwänden zugekehrte Seite des Centralkörpers beschränkt (Fig. 31). Es ist aber manchmal schwer, Fäden aufzufinden, an denen sich nicht mindestens einige Zellen in mehr oder weniger vorgeschrittenem Theilungsstadium befänden; oft findet man im Gegentheil sämtliche Zellen des Fadens in Theilung begriffen. In diesen Fällen zeigt der Centralkörper die bereits von Bütschli geschilderte hantelförmige Gestalt, welche dadurch hervorgerufen wird, dass die neue, ringförmig von der Seitenmembran ausgehende Scheidewand den Centralkörper in seiner Mitte einschnürt (Fig. 32—34) und bei fortgesetztem Wachsthum endlich in zwei gleiche Hälften

zerlegt; häufig kommt es hierbei vor, dass, bevor noch die beiden Tochtersegmente des Centraltheils getrennt sind, auf jedes Segment hin bereits eine neue Ringwand zuwächst, eine Erscheinung, auf welche gleichfalls schon von Bütschli<sup>1)</sup> aufmerksam gemacht worden ist (Fig. 34). Diese Theilung des Centralkörpers erscheint allerdings als ein ziemlich einfacher Process, dürfte sich aber in Wirklichkeit doch etwas complicirter gestalten als es den Anschein hat; besonders wäre diesbezüglich noch weiter zu verfolgen die an durch Methylenblau lebend gefärbten oder durch Hämatoxylin tingirten Fäden leicht festzustellende Thatsache, dass der Centralkörper an seiner Einschnürungsstelle von dem Chromatophor durch eine breite, im lebenden Zustande offenbar ganz farblose Zone getrennt erscheint, welche bei den genannten Tinctionen sich viel schwächer als der Centralkörper selbst mitfärbt. Für das Auftreten der körnigen Gebilde in den sich theilenden Zellen gilt dasselbe, was bezüglich der im Ruhestadium sich befindenden Zellen gesagt worden ist; entweder sind sie gleichmässig um den sich einschnürenden Centralkörper gruppiert (Fig. 32) oder die grösseren kommen ausschliesslich auf den beiden den vollständigen Scheidewänden zugewendeten Flachseiten desselben vor (Fig. 33 u. 34). Es fanden sich wieder beide der unterschiedenen Kategorien von Körnern vor; und ebenso wie bei *Tolypothrix* kann man auch hier wieder die Beobachtung machen, dass gewöhnlich die Menge der einen Art auf Kosten der anderen variirt, sodass, je mehr Cyanophycinkörner vorhanden sind, desto geringer die Anzahl der Schleimkugeln wird oder diese vielleicht überhaupt nicht vorkommen und umgekehrt. Die in der Nähe der Querwände auftretenden grösseren Körner sind grösstentheils oder ausschliesslich Cyanophycinkörner, doch können solche auch an der der cylindrischen Wand der Zelle zugekehrten Seite des Centralkörpers vorkommen. Grössere Vacuolen traf ich öfters in den halbkugelig vorgewölbten Endzellen des Fadens an.

Die *O. brevis*? schliesst sich in der Ausbildung ihres inneren Baues so eng an die *O. Frölichii* an, dass ich das über die letztere Gesagte lediglich nur wiederholen müsste. Fig. 35 zeigt die Spitze eines mit Methylenblau lebend gefärbten Fadens.

---

1) a. a. O., S. 20 und Fig. 17.



*O. leptotricha* (Fig. 36—38). Bei dieser Art kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Fäden nach Zusatz von Methylenblau, wenn die Centralkörper schon eine ziemlich intensive Färbung angenommen haben, noch immer ihre eigenthümliche Bewegung eine Zeit lang hindurch ausführen, zum Beweise, dass in der Methylenblaufärbung wirklich eine Lebendfärbung vorliegt. Die Centralkörper treten hierbei äusserst anschaulich hervor, so dass *O. leptotricha* trotz der Kleinheit ihrer Zellen eines der besten Objecte zur Demonstration der Methylenblaufärbung des Centraltheiles darstellt. Die Gestalt der Centralkörper ist, entsprechend der Längsstreckung der Zellen, eine längliche. Bisweilen kommt es vor, dass sie in Folge unvollkommener Zelltheilung ausnehmend lang erscheinen (Fig. 36,  $\alpha$ ); auch findet man, namentlich in den Endzellen, manchmal zwei vor (Fig. 36,  $\beta$ ). Schleimkugeln treten bei manchen Fäden trotz ihrer Kleinheit sehr scharf hervor (Fig. 37), während sie an anderen nicht mit Sicherheit nachzuweisen sind (Fig. 36). Cyanophycinkörner fehlen vielen Fäden gänzlich (Fig. 36), sind aber, wie dies bei den meisten Cyanophyceen der Fall zu sein pflegt, dort, wo sie auftreten, fast immer in allen Zellen zu finden; sie kommen in der einzelnen Zelle nur in geringer Anzahl vor, meist bloss eines oder zwei bei jeder Querwand, und nur bisweilen vereinzelt auch in dem der Seitenwand anliegenden Chromatophorenteile (Fig. 37). Grössere Vacuolen beobachtete ich einige Male in den Endzellen.

*Plaxonema oscillans* Tangl gehört wohl unstreitig in den Formenkreis der *O. leptotricha*. Die intensiv blauen, plattenförmigen Inhaltskörper, die Tangl beobachtet und als Chromatophoren gedeutet hat<sup>1)</sup>, möchte ich nach den vom Autor gegebenen Zeichnungen für Farbstoffkrystalle halten; Gomont scheinen sie Krystalloide zu sein<sup>2)</sup>. Die von Tangl beschriebenen eigenthümlichen „Zoogloea“-zustände sind nichts anderes als eine Erscheinung des bereits eingetretenen Todes der Zellen. Tangl sagt: „In Culturen am Objectträger verlieren die unter dem Deckglas befindlichen Fäden in kurzer Zeit ihre Beweglichkeit, worauf an denselben die im Folgenden darzustellenden Veränderungen zu Stande kommen. Diese sind von zwei-

1) Zur Morphologie der Cyanophyceen (Denkschriften der math.-naturw. Cl. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. XLVIII).

2) Notice sur un mémoire de M. E. Tangl (Bull. Soc. bot. de France, XXXI, S. 244, 1884); nach dem Referate im Botan. Jahresbericht für 1884, S. 377.

facher Art. Es zerfallen nämlich die Fäden entweder in die einzelnen Zellen, oder es entstehen an gewissen Stellen der ersteren kleine, gewöhnlich kugelige Zoogloeen, deren gallertartige Hüllmasse eine wechselnde Anzahl kürzerer und längerer Fadentheile einschliesst“. Dass hier die Zellen bereits abgestorben sind, dafür spricht die Beschreibung, die Tangl von denselben giebt: „Das erste sichtbare Symptom eingetretener Veränderungen an den Zellen bewegungslos gewordener Fäden besteht darin, dass das Plasma derselben in seiner ganzen Masse eine feinkörnige Beschaffenheit annimmt. Von den früheren Inhaltskörpern bleiben nur die glänzenden Körner<sup>1)</sup> an den Querwänden sichtbar, die Chromatophoren<sup>2)</sup> werden aufgelöst oder entziehen sich, was ich als wahrscheinlicher annehme, der Beobachtung dadurch, dass dieselben eine mit dem umgebenden Plasma übereinstimmende Färbung annehmen“. Ebenso lassen auf den schon eingetretenen Tod der Zellen die von Tangl gegebenen Zeichnungen schliessen, an denen der Plasmainhalt solcher Zellen als gleichmässig blaugrün gefärbt eingetragen erscheint. Man kann die von Tangl geschilderten Erscheinungen leicht an *O. leptotricha* beobachten, wenn man eine Lebendfärbung derselben mit Methylenblau vornimmt. Sobald die Centralkörper eine intensive Färbung angenommen haben, beginnen die Zellen abzusterben, lösen sich von einander los und werden dann in grösseren oder kleineren Gallertkugeln vereinigt (Fig. 38), die zweifelsohne durch eine rasch eintretende chemische Methamorphose der äusseren Zellwandschichten bedingt werden.

Nach Marx soll der Centralkörper bei den Oscillarien äusserst selten und nur bei gewissen Arten vorkommen. Es ist klar, dass es sich hierbei nur um ein Uebersehen desselben handeln kann und dass er auch den anderen von Marx untersuchten Formen nicht gefehlt haben wird. Dagegen stimme ich mit Marx überein, dass ein Auftreten von Gerüsten im Centraltheil nicht zu beobachten ist und dass die mit Methylviolett sich färbenden Körnchen nicht in der Peripherie des Centralkörpers liegen, sondern um den Centralkörper herum gruppirt sind.

---

1) Unsere Cyanophycinkörner.

2) Im Tangl'schen Sinne.

*Lyngbya papyrina.*

(Fig. 39—41.)

Zeigt mit *Tolypothrix lanata*, mit der sie auch äusserlich in Folge der Scheidenbildung eine gewisse Aehnlichkeit hat, insoferne Uebereinstimmung, als auch hier die Schleimkugeln häufig durch besondere Grösse hervorragen. Ich fand sie bei keiner anderen Cyanophycee so constant vor als wie bei dieser Art. Oft sind sie allerdings in den Zellen mancher Fäden nur in sehr geringer Zahl und Grösse vorhanden; an anderen Fäden dagegen treten sie überaus zahlreich auf und umgeben ganz dicht den Centralkörper. Millon'sches Reagens lässt die grösseren in Form der bekannten Ringkörper scharf hervortreten (Fig. 39, I u. II). Besonders schön aber sind sie zu beobachten, wenn man eine Lebendfärbung der Centralkörper bis zum intensiven Dunkelblau vornimmt und dann auf die Zellen 0,3procentige HCl einwirken lässt; die Centralkörper werden hierbei entfärbt, während die Schleimkugeln ihre blaue Farbe in Rothviolett verwandeln und nun sehr scharf hervortreten (vgl. Fig. 40); eine rechtzeitig vor stärkerer Färbung des Centralkörpers unterbrochene Hämatoxylintinction gewährt das nämliche Bild. Cyanophycinkörner wurden nur in manchen Fäden beobachtet; sie finden sich wie bei den Oscillarien an den den Querwänden zugekehrten Seiten des Centralkörpers vor (Fig. 41).

*Chroococcus turgidus.*

(Fig. 42 u. 43.)

Schon an der lebenden Zelle kann man leicht erkennen, dass ihre Mitte von einem farblosen Centralkörper eingenommen wird, dessen Contour zahlreiche seiner Peripherie anliegende kleine Schleimkugeln verrathen (Fig. 42). Lebendfärbungen mit Methylenblau führen hier zu keinem günstigen Resultate, weil der Farbstoff intensiv von den Membranen gespeichert und auf diese Weise der Einblick in das Innere benommen wird. Sehr schöne Färbungen des Centralkörpers lassen sich dagegen mit Hämatoxylin erzielen, wenn man die Zelle zuvor mit 0,3procentiger HCl fixirt hat (Fig. 43). Cyanophycinkörner habe ich bei dieser Art nicht gefunden, wohl aber bei einer anderen ähnlichen Form, die ich hier und da in der Gallerte des *Nostoc humifusum* zu beobachten Gelegenheit hatte.

*Gloeocapsa sp.*

(Fig. 44 u. 45.)

Bei der nicht näher bestimmten Art, die mir häufig in dem Gallertschleim von *Nostoc humifusum* unterkam, konnte zur deutlichen Hervorhebung des Centralkörpers in Folge des enormen Speicherungsvermögens der Membran für Farbstoffe weder die Lebendfärbung mit Methylenblau noch die Hämatoxylinfärbung benutzt werden. Von Versuchen, eine distincte Färbung durch Modification der gewöhnlichen Methoden zu erzielen, wurde abgesehen, da der Centralkörper schon in der lebenden Zelle deutlich sichtbar ist (Fig. 44) und auf Zusatz von Millon'schem Reagens hin ganz scharf hervortritt (Fig. 45). Schleimkugeln fand ich am Centralkörper bei näherer Untersuchung immer auf. Cyanophycinkörner kommen im peripherem Theil des Chromatophors häufig vor (Fig. 44).

*Gonidien von Peltigera canina.*

(Fig. 46.)

Die Gonidien der *Peltigera canina* sind bekanntlich eine Cyanophyceen, welche von Baranetzky<sup>1)</sup> mit *Polycoccus punctiformis* Kg. identificirt worden ist. Die graubraunen Zellen, welche durch Zerdücken der Gonidienschicht am Objectträger von den Hyphen isolirt wurden, sind in ihrer Gestalt sehr variabel und stimmen bezüglich ihrer inneren Ausbildung mit jenen der *Anabaena Azollae* insofern überein, als auch bei ihnen Cyanophycinkörner nur selten aufzutreten scheinen; wenigstens habe ich nie welche beobachten können. Der grosse Centralkörper, als solcher schon im lebenden Protoplast deutlich erkennbar, wird von zahlreichen kleinen Schleimkugeln begrenzt, welche sich leicht und intensiv mit Methylenblau färben lassen.

## III.

Fassen wir die in II mitgetheilten Beobachtungen in Kürze zusammen, so ergeben sich die nachfolgenden Resultate:

## 1. Der Protoplast der untersuchten Cyanophyceenformen zeigt

1) Beitrag zur Kenntniss des selbstständigen Lebens der Flechtengonidien (Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, VII. Bd., S. 12).

stets eine Differenzirung in einen farblosen, centralen Theil, den Centralkörper, und eine gefärbte Rindenschicht, das Chromatophor; nach aussen wird er zweifelsohne von einer farblosen Hautschicht abgeschlossen, und eine gleichfalls farblose Plasmaschicht dürfte stets zwischen dem Centralkörper und dem Chromatophor vorhanden sein.

2. Der Farbstoffen gegenüber wie ein Zellkern oder ein Aleuronkorn sich verhaltende Centralkörper kommt bei *Gloeotrichia Pisum* (und wahrscheinlich auch noch bei anderen *Rivulariaceen*) in vielen Zellen gewöhnlich in der Mehrzahl und dann oft in höchst ungleicher Ausbildung in derselben Zelle vor, während die übrigen *Cyanophyceen* nur einen einzigen Centralkörper in ihren Zellen führen. Seiner Structur nach erscheint der Centralkörper als ein Gebilde mit dünner Umgrenzungsmembran und anscheinend homogenem Inhalte. Körnige Inhaltkörper wurden in ihm nicht beobachtet. Seine Theilung erfolgt durch Durchschnürung in zwei Hälften. Ein charakteristisches Merkmal besitzt er in seiner Lebendfärbbarkeit mit Methylenblau.

3. Dem Chromatophor dürfte ein Wabenbau im Sinne Bütschli's zukommen. Der Farbstoff scheint in den Wabensträngen nie gleichmässig vorhanden, sondern an zahlreiche kleine Farbstoffträger gebunden zu sein, welche aber nicht rein chlorophyllgrün sind, sondern die Farbe besitzen, in welcher uns das Chromatophor als Ganzes erscheint.

4. Grössere Vacuolen sind eine normale Erscheinung in der *Cyanophyceenzelle*. Sie lassen sich gelegentlich wohl an allen *Cyanophyceen* beobachten und sind bei *Gloeotrichia* und wahrscheinlich noch zahlreichen anderen *Rivulariaceen* eine constante, nie fehlende Erscheinung.

5. Die im *Cyanophyceenprotoplast* auftretenden körnigen Inhaltsgebilde wurden stets ausserhalb, nie im Inneren des Centralkörpers beobachtet. Sie sondern sich ihren Reactionen nach streng in zwei verschiedene Gruppen: in die *Cyanophycinkörner* und in die *Schleimkugeln*.

Die *Cyanophycinkörner*, wahrscheinlich unter gewöhnlichen Umständen stets aus fester Substanz bestehend, werden leicht von verdünnter Salzsäure gelöst, färben sich mit Hämatoxylin rein blau und speichern bei Lebendfärbung der Zelle kein Methylenblau. Sie finden sich gewöhnlich in der äussersten Peripherie des Chromato-

phors, seltener (constant bei *Tolypothrix*) in der nächsten Umgebung des Centralkörpers vor und sind zweifelsohne als das erste sichtbare Assimilationsproduct der Chromatophorenthätigkeit anzusehen; in Sporen stellen sie die für die Keimung nöthigen Reservestoffe dar.

Die aus zähflüssiger Substanz sich zusammensetzenden Schleimkugeln sind in verdünnter Salzsäure unlöslich, färben sich mit Hämatoxylin rothviolett und speichern sehr stark Methylenblau. Sie sind dem Centralkörper angelagert, und nur selten treten sie, von demselben entfernt, im Chromatophor auf. Ihre Bedeutung für die Zelle ist unklar. Der „Nucleolus,“ die „Centralsubstanz“ und die „rothen Körnchen“ sind mit den Schleimkugeln identische Gebilde.

6. Bei der Keimung der *Gloeotrichia*-Sporen tritt im Chromatophor der Zellen ein Oel auf, wie ein solches von Zukal in den Zellen einiger anderen Cyanophyceen beobachtet worden ist.

Nachdem es jetzt, wie ich glaube, endgültig feststehen dürfte, dass der Cyanophyceenprotoplast sich stets zum mindesten aus zwei scharf von einander unterschiedenen Theilen zusammensetzt, fragt es sich, ob wir den Centralkörper — denn nur dieser kann in dieser Hinsicht in Betracht kommen — als Zellkern anzusprechen haben oder nicht. Es ist das durchaus nicht gleichgültig, wie sonderbarer Weise Hieronymus<sup>1)</sup> meint, sondern für die systematische Stellung der Cyanophyceen beispielsweise von geradezu einschneidender Wichtigkeit. Bevor wir jedoch den Zellkern und den Centralkörper in Vergleich ziehen, müssen wir uns zunächst klar darüber werden, was wir denn eigentlich unter einem Zellkern zu verstehen haben.

Wie jede besondere Differenzirung, welche der Körper der Organismen, sei es in enger morphologischem, sei es in anatomisch-histologischem Sinne, aufweist, so kann auch jedes Organ des Protoplasts in dreifacher Hinsicht aufgefasst und bezeichnet werden, so dass drei von einander ganz verschiedene und unabhängige Kategorien von Organbegriffen zu Stande kommen. Eine descriptive Bedeutung besitzt eine Organbezeichnung, wenn sie verschiedene Organe nach rein äusserlichen Momenten zusammenfasst, z. B. nach der Aehnlichkeit der Form, dem Vorkommen an bestimmten Stellen u. s. w. Ein tieferer Sinn kann solchen beschreibenden Begriffen selbstverständlich nicht zukommen, obwohl sie ja vielfach

1) a. a. O., S. 480.

nicht zu umgehen sind, da wir über die physiologische oder gar phylogenetische Bedeutung so mancher Organe noch gänzlich im Unklaren sind, dieselben aber dessenungeachtet doch irgendwie bezeichnen müssen. Wissenschaftlich wird die Betrachtung und demgemäss auch die Bezeichnung eines Organes erst dann, wenn sie von physiologischen oder phylogenetischen Gesichtspunkten aus erfolgt. Die Physiologie stellt ohne jede Rücksicht auf ihre verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit alle jene Organe zusammen, welche die gleiche Function verrichten. Die phylogenetische Betrachtungsweise dagegen fasst, unbekümmert um die Function, alle Organe zusammen, welche ihrer Abstammung nach gleichwerthig sind.

Es kann nun wohl keinem Zweifel unterliegen, dass dem Begriff „Zellkern“, wenn er nicht bloss descriptiv sein soll, eine phylogenetische Bedeutung zukommen muss; ein physiologischer Begriff kann er ja schon deshalb nicht sein, weil wir über seine Functionen nichts Genaueres wissen<sup>1)</sup>. Sind wir aber berechtigt, alle die Plasmadifferenzirungen, die wir als Zellkerne bezeichnen, als phylogenetisch gleichartige Gebilde anzusehen? Ich glaube ja. Die Summe der den echten Zellkernen eigenthümlichen Kennzeichen ist eine so charakteristische, dass sie nur in der Annahme einer phylogenetischen Verwandtschaft ihre befriedigendste Erklärung finden kann.

Ist aber der Zellkern ein phylogenetischer Begriff, so erfordert die Identificirung eines neuen oder wenig bekannten Gebildes mit demselben eine besondere Vorsicht und sorgfältige Abwägung aller für und wider sprechenden Thatsachen. Wie verhält es sich nun in dieser Hinsicht mit dem Centralkörper? Wer sich eingehend mit dem Baue des Cyanophyceenprotoplasts beschäftigt hat, wird vollkommen die Bedenken Zacharias' begreifen, so ohne Weiteres den Centralkörper zum Zellkern zu stellen. Der gänzliche Mangel eines Chromatingerüsts, das jegliche Fehlen von Nucleolen, die directe Theilung, welche, mag sie auch vielleicht complicirter sein als es den Anschein hat, doch nichts mit der karyokinetischen gemein hat, alles das sind Momente, welche den

1) In der Ontogenie vielzelliger Organismen übernehmen die Zellkerne verschiedener Zellen gewiss eine verschiedenartige Function; ich erinnere nur an das verschiedenartige Verhalten der Kerne der Geschlechtszellen, der vegetativen Kerne der Pollenschläuche und der Kerne der Wurzelhaare, der Zellkerne der Drüsen u. s. w.

Centralkörper von den gewöhnlichen Zellkernen weit entfernen. Es sind demnach, falls der Centralkörper wirklich zu den echten Zellkernen in phylogenetischer Beziehung stehen sollte, nur zwei Fälle denkbar. Zunächst könnte der Centralkörper ein Gebilde sein, das sich von den jetzigen Zellkernen mit ihren charakteristischen Merkmalen durch Reducirung dieser Merkmale ableitet, also ein reducirter Zellkern. Leichte Abweichungen von dem gewöhnlichen Typus der Kernausbildung kommen mehrfach vor; eine darauf zurückzuführende Vereinfachung des karyokinetischen Vorganges weisen beispielsweise die Kerne der Pilze und Myxomyceten auf<sup>1)</sup>. Stark reducirte Zellkerne sind uns aber bis jetzt nicht bekannt<sup>2)</sup>; und es ist auch sehr unwahrscheinlich, dass im Centralkörper ein derartiger Kern vorliegt. Anders ist es vielleicht mit der zweiten Möglichkeit, mit der wir zu rechnen haben, dass nämlich der Centralkörper und der typische Zellkern unabhängig von einander von einem gemeinsamen Uroorgane sich ableiten. Obgleich sich positive Thatsachen, die direct für diese Annahme sprächen, kaum vorbringen lassen, halte ich dieselbe doch für wahrscheinlicher als die zuerst erwähnte Möglichkeit. Auch Bütschli, der den Zellkern als etwas Primäres, das übrige Protoplasma dagegen als etwas secundär Hinzugekommenes betrachtet, scheint in diesem Sinne den Centralkörper aufzufassen.

Es ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass der Centralkörper überhaupt nichts mit dem Zellkerne zu schaffen hat, sondern ein vorderhand in seiner physiologischen wie phylogenetischen Bedeutung uns gänzlich unbekanntes Gebilde darstellt. Dann haben wir wieder mit folgenden drei möglichen Fällen zu rechnen: Entweder besitzen die Cyanophyceenprotoplaste echte Zellkerne, die sich bis jetzt unserer Wahrnehmung entzogen haben, oder die bei den Vorfahren der Cyanophyceen vorhanden gewesenen Kerne sind bis zum gänzlichen Verschwinden reducirt worden oder endlich, die Cyanophyceen sind seit jeher kernlos gewesen. Dass bei den Cyanophyceen ausser den bereits bekannten Differenzirungen des Protoplasmas noch erst aufzufindende echte Zellkerne vorhanden sein

1) Vergl. F. Rosen, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzelle. II. Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II. Bd., S. 237).

2) Abgesehen natürlich von den Veränderungen, welche Zellkerne in der Ontogenie eines Organismus annehmen können,



sollten, dürfte bei der Menge der über den Bau der Cyanophyceenzelle angestellten Untersuchungen, welche nichts dergleichen zu Tage gefördert haben, so gut wie ausgeschlossen sein. Völlig undiscutierbar bliebe vorderhand die Frage, ob die Cyanophyceen von Organismen abstammen, die typische oder mit den typischen phylogenetisch zusammenhängende Zellkerne besessen haben, da uns irgendwelche Anhaltspunkte hierfür vollständig fehlen<sup>1)</sup>. Dagegen lässt sich die Wahrscheinlichkeit, dass die Cyanophyceen möglicher Weise von vornherein kernlose Organismen sind, nicht so ohne Weiteres abstreiten. Das Postulat, dass die uns bekannten Organismen alle Zellkerne besitzen müssen, lässt sich durch nichts rechtfertigen. Wenn wir sehen, dass den meisten Organismen Zellkerne zukommen, so folgt daraus noch gar nicht, dass sie auch wirklich allen zukommen müssen, ebensowenig, wie etwa aus dem Umstande, weil die Hauptmasse der Pflanzen Chloroplaste besitzt, geschlossen werden darf, dass dieselben in allen Pflanzen enthalten sein müssen. Und wenn uns experimentelle Versuche gelehrt haben, dass kernlos gemachte Zellen schliesslich zu Grunde gehen müssen, so gilt dasselbe auch für solche Zellen, die ihrer Chloroplaste, aber nicht ihres Zellkerns, beraubt worden sind; solche Experimente zeigen uns nur, dass die Zelle einige Hauptorgane besitzt, von denen schon der Verlust eines einzigen ein für die Zelle irreparabler ist. Der Träger des Lebens der Zelle ist ja doch nicht der Kern allein, sondern der Protoplast überhaupt; und dieser braucht sich nicht bei allen Lebewesen nach demselben Schema differenzirt zu haben.

Die Frage nach der systematischen Stellung der Cyanophyceen und ebenso der Bakterien, welche, wie Bütschli gezeigt hat, ganz ähnliche Verhältnisse in ihrem Protoplastenbau aufweisen, ist eng verknüpft mit der eben erörterten, ob sie einen Zellkern besitzen oder nicht. Es ist klar, dass, wenn wir im Centralkörper bloss einen reducirten Zellkern zu erblicken oder die Cyanophyceen und Bakterien von kernhaltigen Organismen abzuleiten haben, dieselben ihren

1) Obgleich man die Möglichkeit einer vollständigen Rückbildung des Zellkerns bis zum Verschwinden bei unseren bisherigen Kenntnissen über den Zellkern nicht als besonders wahrscheinlich bezeichnen kann, so muss man eine solche theoretisch doch zugeben; müssen wir ja ein solches Verschwinden, wenn wir die Pilze von den Algen ableiten, für die Chloroplaste annehmen, die ein nicht minder selbstständiges Verhalten in der Zelle wie der Kern zeigen und gewiss sehr wichtige Organe des Protoplasts darstellen.

Platz an irgend einer Stelle des schon bestehenden Systems finden müssen. Ob wir sie dann zu den Thieren, mit deren untersten Vertretern viele Bakterien gewisse Merkmale gemeinsam haben, oder zu den Pflanzen, auf welche die Cyanophyceen hinweisen würden, zu stellen hätten, wäre freilich erst noch weiter zu untersuchen. Jedenfalls würden sie in letzterem Falle allen übrigen Pflanzen gegenüberstehen; denn die Aehnlichkeit mit Algen, derzufolge sie auch jetzt noch häufig diesen zugezählt werden, ist ja eine sehr äusserliche und kann sich nur auf den vegetativen Aufbau beziehen.

Ganz anders dagegen müsste nach meiner Ansicht die systematische Stellung der Schizophyten ausfallen, wenn sie ihrer ganzen Phylogenie nach kernlose Organismen sind, oder der Centralkörper zwar ein dem Zellkern phylogenetisch verwandtes, aber von ihm sich nicht ableitendes Protoplastenorgan vorstellt. In diesem Falle würden die Cyanophyceen und Bakterien als eine selbstständige Organismengruppe den eine gemeinsame Gruppe bildenden Thieren und Pflanzen gegenüberzustellen sein; vorausgesetzt natürlich, dass die typischen Zellkerne, wie ja früher angenommen worden ist, alle monophyletischen Ursprungs sind.

Ich habe es im Vorstehenden für verdienstlicher erachtet, auf die verschiedenen Möglichkeiten, welche sich uns bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse über den Centralkörper in der Zellkernfrage desselben ergeben, hinzuweisen, als von vornherein ein durch die Umstände nicht gerechtfertigtes bestimmtes Urtheil in dieser Frage zu fällen. Wenn ich deshalb hier noch zum Schlusse die Ansicht aussprechen möchte, dass der Centralkörper ein dem Zellkern zwar phylogenetisch verwandtes, aber von demselben sich nicht ableitendes Organ der Zelle darstellt, so will ich damit nur ein streng subjectives Urtheil geäußert haben, welches mir auf Grund meiner eigenen Beobachtungen der Zeit als das Wahrscheinlichste erscheint. Das Hauptgewicht in den Ergebnissen meiner Cyanophyceenuntersuchungen lege ich aber auf den Nachweis, dass ein Centralkörper stets vorhanden ist und gegenüber den echten Zellkernen im Bau und Verhalten sehr bedeutende Unterschiede zeigt.

Botanisches Institut der Universität Graz.

## Figuren-Erklärung.

Vergrößerung: Fig. 1 u. 2 = 270, Fig. 15 = 320, alle übrigen = 850.

Die Centrankörper sind in den meisten Figuren blau gehalten; in Fig. 18, 22, 23, 37, 41 u. 46 auch die Schleimkugeln.

h = Heterocyste, s = Spore.

## Tafel XXIV.

Fig. 1—16. *Gloeotrichia Pisum* Thur.

Fig. 2—8 bezieht sich auf kultivierte, Fig. 1 und 9—16 auf unter normalen Verhältnissen herangewachsene *Gloeotrichien*.

Fig. 1. Vollständig ausgewachsener Faden. m Meristemzellen, a Assimilations-, s, Absorptionszellen.

Fig. 2. Faden aus einer mehrwöchentlichen Zimmerkultur.

Fig. 3. Fadenstück mit vacuolenfreien Zellen. I im lebenden ungefärbten Zustande, II nach der Lebendfärbung mit Methylenblau.

Fig. 4. Vacuolenhaltige, kurze Zellen mit einem, bezw. zwei Centrankörpern. Lebend.

Fig. 5. Zelle mit langem Centrankörper, lebendgefärbt.

Fig. 6. Lange Zellen mit einem oder zwei Centrankörpern, lebendgefärbt.

Fig. 7. Lange Zellen mit zahlreichen Centrankörpern, lebendgefärbt.

Fig. 8. Zellen mit Cyanophycinkörnern, lebendgefärbt.

Fig. 9. Unteres Ende eines Fadens mit Heterocyste (h), junger Spore (s) und Meristemzellen (m). Fixirung mit 2procentiger Sublimatlösung, Tinction mit Methylenblau.

Fig. 10. Zellen mit einem einzigen Centrankörper, mit Cyanophycinkörnern. 2procentige Sublimatlösung, Hämatoxylin (ebenso Fig. 11—14).

Fig. 11. Zelle mit drei Centrankörpern; der untere durch eine Vacuole in zwei Hälften ausgezogen.

Fig. 12. Vacuolen und Cyanophycinkörner freie Zellen; Centrankörper in der obersten Zelle ungetheilt.

Fig. 13. Vacuolenhaltige, Cyanophycinkörner freie Zellen mit verschiedenartiger Ausbildung der Centrankörper.

Fig. 14. Desgleichen; bei x unvollständige Scheidewand.

Fig. 15. Keimender Faden nach Sprengung der Sporenhaut.

Fig. 16. Spitze eines keimenden Fadens, lebendgefärbt. ♂ Oeltropfen.

Fig. 17—22. *Tolypothrix lanata* Kirch.

Fig. 17. Spitze eines Seitenzweiges, lebendgefärbt.

Fig. 18. Stück eines Fadens mit grossen Schleimkugeln, lebend; Zelle γ rechts nach Lebendfärbung mit Methylenblau.

Fig. 19. Zellen mit Schleimkugeln. I lebend, II nach Behandlung mit Millon'schem Reagens.

Fig. 20. Zwei Zellen nach Einwirkung 2procentiger Ameisensäure. Wabiger Bau des Chromatophors; Centralkörper durch Phycoeyan gefärbt. Halbschematisch.

Fig. 21. Zwei kurze Heterocysten, lebendgefärbt.

Fig. 22. Eine längere Heterocyste und eine gewöhnliche Zelle mit zahlreichen grossen Schleimkugeln. Lebendfärbung.

#### Tafel XXV.

Fig. 23. *Sphaerozyga oscillarioides* Kg. Endstück eines lebendgefärbten Fadens.

Fig. 24. *Anabaena Azollae*. Fadenstück mit drei Heterocysten, lebendgefärbt.

#### Fig. 25—29. *Nostoc humifusum* Carm.

Fig. 25. Kleines Stück eines Fadenendes. I lebend, II nach Einwirkung von Millon'schem Reagens.

Fig. 26. Faden mit zahlreichen Cyanophycinkörnern, lebendgefärbt.

Fig. 27. Ein nur wenige kleine Cyanophycinkörner führender Faden, lebendgefärbt.

Fig. 28. Keimende Sporen. Lebendfärbung.

Fig. 29. Mehrzellige Keimlinge mit ihrer Gallerthülle. Lebendgefärbt.

#### Fig. 30—34. *Oscillaria Frölichii* Kg.

Fig. 30. Ruhende Centralkörper mit gleichmässiger Vertheilung der Körner. Lebend.

Fig. 31. Ruhende Centralkörper. Die grösseren Körner (meist Cyanophycinkörner) auf die Flachseite des Centralkörpers beschränkt. Lebend.

Fig. 32. Sich theilende Centralkörper. Grössere Körner fehlen. Lebend.

Fig. 33. Sich theilende Centralkörper mit grösseren Körnern an ihren Flachseiten. Lebend.

Fig. 34. Ausbildung von neuen Querwänden in noch unvollständig von einander getrennten Zellen. Lebendfärbung. (Etwas schematisch.)

Fig. 35. *Oscillaria brevis* Kg.? Spitze eines lebendgefärbten Fadens.

#### Fig. 36—38. *Oscillaria leptotricha* Kg.

Fig. 36. Fadenstück ohne Cyanophycinkörner und nachweisbare Schleimkugeln.  $\alpha$  Zellen mit abnorm langen,  $\beta$  mit zwei Centralkörpern. Lebendfärbung.

Fig. 37. Spitze eines lebendgefärbten Fadens mit Cyanophycinkörnern und Schleimkugeln.

Fig. 38. „Zoogloea“bildung nach längerer Dauer der Lebendfärbung mit Methylenblau.

Fig. 39—41. *Lyngbya papyrina* Kirch.

Fig. 39. Faden mit grösseren Schleimkugeln. I lebend, II nach Behandlung mit Millon's Reagens.

Fig. 40. Stück eines Fadens mit zahlreichen Schleimkugeln. Lebendfärbung mit Methylenblau und nachfolgende Behandlung mit 0,3 procentiger HCl.

Fig. 41. Stück eines Fadens mit Schleimkugeln und Cyanophycinkörnern. Lebendfärbung.

Fig. 42 u. 43. *Chroococcus turgidus* Näg.

Fig. 42. Zweizellige Familie. Lebend.

Fig. 43. Vierzellige Familie nach Fixirung mit 0,3 procentiger HCl und Färbung mit Hämatoxylin.

Fig. 44 u. 45. *Gloeocapsa* sp.

Fig. 44. Zweizellige Familie. Lebend.

Fig. 45. Eine andere Familie nach Behandlung mit Millon'schem Reagens.

Fig. 46. Gonidien von *Peltigera canina*. Lebendfärbung.

---

# **Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Athmung keimen- der Kartoffelknollen sowie anderer Pflanzen.**

Von

**Ernst Ziegenbein** aus Gorndorf, S.-Meiningen.

Mit Tafel XXVI.

---

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Untersuchung einiger Vorgänge, welche sich bei dem Stoffwechsel und der Athmung keimender Kartoffelknollen sowie anderer Pflanzen vollziehen. Die Fragen, welche den Untersuchungen zu Grunde gelegt sind, lassen sich in Folgendem zusammenfassen:

- I. Macht sich ein Eiweisszerfall im Protoplasma der Pflanze bei Ausschluss des freien atmosphärischen Sauerstoffs geltend?
- II. Welchen Einfluss üben die Beleuchtungsverhältnisse auf den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen aus?
- III. Bei welchen Wärmegraden ist das Temperaturoptimum und Temperaturmaximum für die normale Athmung verschiedener Pflanzentheile zu suchen?
- IV. Vermögen Pflanzen noch bei Temperaturen unter 0° C. zu athmen?
- V. Welchen Einfluss üben Temperaturschwankungen auf die normale Athmung der Pflanzen aus?

Die Literatur, in welcher diese Fragen eine theilweise Behandlung und Lösung erfahren haben, wird an geeigneter Stelle Erwähnung finden.

## **I. Macht sich ein Einweisszerfall im Protoplasma der Pflanze bei Ausschluss des freien atmosphärischen Sauerstoffs geltend?**

Es ist bekannt, dass es zwei verschiedene Formen der Athmung giebt, welche man als normale Athmung einerseits und intramoleculare andererseits unterscheidet.

Es kann heute als feststehende Thatsache hingestellt werden, dass die verschiedenen Formen der Athmung, wie überhaupt alle Lebensprocesse durch das lebsthätige Protoplasma vermittelt werden. Für die einheitliche Beurtheilung des Athmungsprocesses und vieler Stoffwechselprocesse überhaupt ist nun die Hypothese Detmer's<sup>1)</sup> von grosser Wichtigkeit, nach welcher die physiologischen Elemente des lebsthätigen Protoplasmas unter allen Umständen, sowohl bei Zutritt des atmosphärischen Sauerstoffs als auch bei Abwesenheit desselben, durch Dissociationsvorgänge in stickstoffhaltige Körper (Amidosäuren und Säureamide etc.) und in stickstofffreie Atomgruppen zerfallen. Diese letzteren werden dann bei der normalen und intramolecularen Athmung verbraucht.

Dass die physiologischen Elemente (auch lebendige Eiweissmoleculé von Detmer genannt) bei Sauerstoffzutritt in erwähnter Weise sich zersetzen, unterliegt keinem Zweifel. Dagegen erscheint das Stattfinden einer solchen Dissociation bei Abwesenheit des freien atmosphärischen Sauerstoffs, die also intramoleculare Athmung zu Folge haben muss, noch keineswegs durchaus sicher gestellt, trotzdem die diesbezüglichen Fragen selbstverständlich ein hohes theoretisches Interesse beanspruchen.

Palladin<sup>2)</sup> suchte die Zersetzung der Eiweissstoffe bei Sauerstoffabwesenheit experimentell nachzuweisen, indessen seine Versuche sind mit Mängeln behaftet, auf die bereits Clausen<sup>3)</sup> aufmerksam gemacht hat. Dieser Letztere unternahm es daher auf Detmer's Anregung hin, den Gegenstand weiter zu verfolgen und gelangte auch zu positiven Resultaten. Er zeigte, dass in Lupinenkeimlingen, die in reinem Wasserstoff verweilen, thatsächlich eine Bildung von

---

1) Detmer, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 1883, S. 174.

2) Bericht der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. II, S. 205 u. 296.

3) Clausen, Beiträge. Landw. Jahrbücher 1890, Bd. 19, S. 915.

Amidosäuren und Säureamiden bei gleichzeitigem Verschwinden von Eiweissstoffen erfolgte.

Durch zahlreiche weitere Untersuchungen, die in Jena von Herrn Amm über die intramoleculare Athmung der Lupinenkeimlinge angestellt worden sind, konnte festgestellt werden, dass es mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist, den in der Luft der Intercellularen der Keimpflanzen vorhandenen Sauerstoff völlig zu beseitigen, und mit Rücksicht auf diese Erfahrung schien es geboten, nochmals Beobachtungen über den Eiweisszerfall bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs anzustellen, um die erwähnte physiologisch so sehr wichtige Frage mit aller Bestimmtheit beantworten zu können.

Ich habe wieder mit den Keimlingen von *Lupinus luteus* gearbeitet und benutzte die in feuchten Sägspänen bei einer Temperatur von 15—20° C. und Abschluss des Lichts kultivirten Pflanzen in einem Alter von sechs Tagen. Die Gesamtlänge der Wurzel und des hypokotylen Gliedes betrug dann 7—8 cm. Die Untersuchungsobjecte wurden in diesem Alter auf ihren Gehalt an Gesamtstickstoff und Eiweissstickstoff geprüft, entsprechende Mengen 24 Stunden lang in eine Atmosphäre von reinem Wasserstoff gebracht, um dieselben nachträglich ebenfalls der Analyse zu unterziehen. Es sei hier gleich von vornherein bemerkt, dass die Pflanzen nach dem Verweilen im Wasserstoff, wie mehrfache Prüfungen ergaben, nicht abgestorben waren, sondern bei Luftzutritt in feuchten Sägspänen Wachstumserscheinungen, geotropische Krümmungen und ein Ergrünen ihrer Chlorophyllkörper in kurzer Zeit erkennen liessen. Nur die Wurzeln der Pflanzen waren nicht mehr völlig intact.

Um den Eiweisszerfall zu beobachten, wenn die Pflanzen der atmosphärischen Luft ausgesetzt sind, wurden abgewogene Mengen der Keimpflanzen auf flachen Tellern in feuchte Sägspäne gelegt und nach 24 Stunden auf Gesamtstickstoff und Eiweissstickstoff untersucht.

Die angewandte Untersuchungsmethode war in Näherem die folgende. Zunächst sei der benutzte Apparat beschrieben.

Das Wasserstoffgas wurde in einem Kipp'schen Apparat aus arsenfreiem, granulirtem Zink und verdünnter Salzsäure (eins zu eins) entwickelt. Zur völligen Reinigung durchstrich das Gas erstens ein Gefäss mit Kalilauge, zweitens ein solches, das mit gelöstem Kaliumpermanganat beschickt worden war und drittens ein Gefäss, welches



eine Lösung von salpetersaurem Silberoxyd enthielt. Das auf solche Weise von Kohlensäure, Arsenwasserstoff, Kohlenwasserstoffen und Schwefelwasserstoff auf jeden Fall völlig befreite Gas trat in die Vorrichtung ein, welche auf der beigefügten Tafel in Fig. 1 dargestellt ist.

Dieselbe besass eine Capacität von ca. 300 ccm und bestand aus einer kolbenartigen Hohlkugel *a*, die zur Aufnahme der Versuchsobjecte diente und sich nach oben in ein rechtwinkelig gebogenes enges Glasrohr *b*, das mit einem Glashahn *h* versehen war, verjüngte. Nach unten verengte sich der Kolben in das gerade Rohr *c*, dass am unteren Ende eine Oeffnung besass, durch welche die Keimlinge eingeführt werden konnten. An dieses Glasrohr *c* ist bei *e* das gebogene, enge Glasrohr *f* angesetzt, welches in eine verjüngte offene Spitze ausläuft. Um einen luftdichten Verschluss des Glasrohres *c* herbeizuführen, taucht dasselbe mit seinem unteren offenen Ende in ein 5 cm hohes Glasgefäss *g*', das mit Quecksilber angefüllt ist, auf welches, um Verdunstung desselben zu vermeiden, eine centimeterhohe Schicht ausgekochten Wassers geschichtet war. Unter dem Glasrohr *f*, durch welches die Gase austraten, hatte ein 9 cm hohes Becherglas *g*'' Platz gefunden, das im unteren Theil mit Quecksilber, im oberen ebenfalls mit ausgekochtem Wasser angefüllt war.

Wenn ein Versuch ausgeführt werden sollte, so wurden die Lupinenkeimlinge nach erfolgter Reinigung abgewogen. In jedem Falle mussten zwei Portionen gebildet werden, die eine für die Untersuchung auf Gesamtstickstoff, die andere für die Prüfung auf Eiweissstickstoff nach erfolgtem Verweilen in der Wasserstoffatmosphäre. Diese Portionen gelangten, jede für sich in dünne Gaze eingeschlagen, in den Apparat. Ausserdem wurde in denselben noch, wie die Abbildung zeigt, das kleine Glasgefäss *p*, welches eine Lösung von Pyrogallussäure in Kalilauge enthielt, eingeführt. Die Kalilauge absorbirt die von den Keimpflanzen durch intramoleculare Athmung producirt Kohlensäure; die Pyrogallussäure hatte den Zweck, etwa vorhandene Spuren von Sauerstoff zu binden.

Der zusammengestellte Apparat wurde vor den Versuchen auf seine Dichtigkeit geprüft und in einem besonderen Versuch auch festgestellt, wie lange das Durchleiten von Wasserstoffgas fortgesetzt werden muss, um allen atmosphärischen Sauerstoff zu verdrängen.

Bei diesen Experimenten wurde das Ableitungsrohr *f* mit einem geeigneten Gefäß in Verbindung gesetzt, in welchem sich zwei Phosphorstückchen befanden. Im Dunkeln hörte das Leuchten des Phosphors auf, nachdem etwa 20 Minuten lang ein Wasserstoffstrom den Apparat durchstrichen hatte. Auch bei diesen Versuchen befanden sich Lupinenkeimlinge in der Glaskugel *a*.

Um aber jede Spur des Sauerstoffs ganz sicher aus dem Apparate zu verdrängen, leitete ich bei den Experimenten, die zur Entscheidung unserer Frage angestellt wurden, zwei Stunden, ja in zwei Fällen sogar drei Stunden lang Wasserstoffgas durch die Vorrichtung.

Auch das Wasser, welches zur Verdünnung der Salzsäure im Kipp'schen Apparat diente, war ausgekocht worden, ebenso wie jenes in den Glasgefäßen *g'* und *g''*, worauf schon hingewiesen worden ist.

Nach der angegebenen Zeit (2—3 Stunden) wurde der wohl-eingefettete Hahn *h* geschlossen, das Gefäß *g''* emporgehoben, so dass das Ende des gebogenen Glasrohres *f* nicht mehr in Wasser, sondern in Quecksilber eintauchte und der ganze Apparat nunmehr bei einer Temperatur von 15—20° C. ins Dunkle gestellt. Nach Verlauf von 24 Stunden erfolgte die chemische Untersuchung der Keimpflanzen, welche während dieser Zeit in reinem Wasserstoff verweilt hatten. Indem nun einerseits der Gehalt der ursprünglichen sechs Tage alten Lupinenkeimlinge an Gesamtstickstoff und Eiweissstickstoff festgestellt und entsprechende Mengen der Keimpflanzen in derselben Weise nach 24 stündigem Verweilen in Wasserstoff analysirt wurden, konnten Resultate erzielt werden, welche über den Eiweisszerfall bei Sauerstoffabwesenheit sicheren Aufschluss geben mussten.

Was die Prüfung auf Gesamtstickstoff anbetraf, so wurde dieselbe mit Hülfe der Kjeldahl'schen Methode durchgeführt. 5 g der frischen Lupinenkeimlinge gelangten unter Zusatz von 0,5—0,7 g Quecksilberoxyd zur Zerstörung der organischen Substanz mit 25 ccm conc. Schwefelsäure in Berührung. Die Mischung wurde so lange gekocht, bis sie völlig klar erschien, dann nach dem Erkalten in einen Destillationskolben gebracht, mit Wasser, 1—2 g Zink, 20 ccm Natriumsulfidlösung und 100 ccm 30procentiger Natronlauge versetzt und der Destillation unterworfen. Zur Absorption des entweichenden Ammoniaks diente titrirte Schwefelsäure. Ich benutzte

50 resp. 100 ccm der Säure, deren Titre zur Feststellung der gebundenen Ammoniakmenge mit Barytwasser nachträglich wieder bestimmt wurde.

Die Ermittlung des Stickstoffs der Eiweisskörper erfolgte nach der Methode von Stutzer<sup>1)</sup>. 5 bzw. 10 g der frischen Keimlinge wurden im Porzellanmörser äusserst fein zerrieben und des Alkaloidgehalts halber im Becherglase mit 100 bzw. 200 ccm absolutem Alkohol und 1 oder 2 ccm Essigsäure zum Sieden erhitzt; nach dem Absetzen der Substanz wird die Flüssigkeit mit möglichster Vorsicht durch ein mit Platinconus versehenes Filter von schwedischem Filtrirpapier filtrirt, so dass nichts oder nur ganz minimale Mengen von dem Ungelösten aufs Filter gelangen. Dann wurde das Filter, um gelöstes Fett zu entfernen, mit wenig erwärmtem Alkohol ausgewaschen, die im Becherglase befindliche Substanz mit 100 (bzw. 200) ccm Wasser zum Sieden erhitzt und mit 10 (bzw. 20) ccm aufgeschlemmten Kupferhydroxyds, welches in 10 ccm 0,365 g  $\text{Cu}(\text{OH})_2$  enthält, versetzt. Der Niederschlag wird nach dem Erkalten auf das bereits henutzte Filter gebracht, an der Pumpe abgesaugt, mit Wasser ausgewaschen und sammt Filter noch feucht nach der Methode von Kjeldahl, wie oben angegeben worden ist, auf Eiweisstickstoff untersucht.

Der Stickstoffgehalt des Filters, der durchschnittlich 0,0004 g betrug, erschien zu unbedeutend, so dass derselbe einfach ausser Acht gelassen wurde.

Die Resultate der Beobachtungen sind in Folgendem zusammengestellt:

#### Versuch I.

##### a) Sechs Tage alte Lupinenkeimlinge:

Gesamtstickstoff	. . . 5 g Substanz	0,0737 g N.
Stickstoff der Eiweisskörper	5 g	0,0540 g N.

##### b) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in Wasserstoff verweilten:

Gesamtstickstoff	. . . 5 g Substanz	0,0730 g N.
Stickstoff der Eiweisskörper	5 g	0,0427 g N.

1) Journal für Landwirtschaft 1881, S. 103.

### Versuch II.

a) Sechs Tage alte Lupinenkeimlinge:

Gesamtstickstoff . . . 5 g Substanz 0,0679 g N.

Stickstoff der Eiweisskörper 10 g , 0,0980 g N.

b) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in Wasserstoff verweilten:

Gesamtstickstoff . . . 5 g Substanz 0,0670 g N.

Stickstoff der Eiweisskörper 10 g , 0,0778 g N.

### Versuch III.

a) Sechs Tage alte Lupinenkeimlinge:

Gesamtstickstoff . . . 5 g Substanz 0,0744 g N.

Stickstoff der Eiweisskörper 10 g , 0,1076 g N.

b) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in Wasserstoff verweilten:

Gesamtstickstoff . . . 5 g Substanz 0,0751 g N.

Stickstoff der Eiweisskörper 10 g , 0,0854 g N.

### Versuch IV.

a) Sechs Tage alte Lupinenkeimlinge:

Gesamtstickstoff . . . 5 g Substanz 0,0958 g N.

Stickstoff der Eiweisskörper 10 g , 0,1520 g N.

b) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in Wasserstoff verweilten:

Gesamtstickstoff . . . 5 g Substanz 0,0958 g N.

Stickstoff der Eiweisskörper 10 g , 0,1254 g N.

### Versuch V.

a) Sechs Tage alte Lupinenkeimlinge:

Gesamtstickstoff . . . 5 g Substanz 0,0682 g N.

Stickstoff der Eiweisskörper 10 g , 0,0960 g N.

b) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in Wasserstoff verweilten:

Gesamtstickstoff . . . 5 g Substanz 0,0679 g N.

Stickstoff der Eiweisskörper 10 g , 0,0761 g N.

c) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in feuchten Sägespänen an der Luft verweilten:

Gesammtstickstoff	. . .	5 g Substanz	0,0691 g N.
Stickstoff der Eiweisskörper	10 g	.	0,0721 g N.

#### Versuch VI.

a) Sechs Tage alte Lupinenkeimlinge:

Gesammtstickstoff	. . .	5 g Substanz	0,0682 g N.
Stickstoff der Eiweisskörper	10 g	.	0,0960 g N.

b) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in Wasserstoff verweilten:

Gesammtstickstoff	. . .	5 g Substanz	0,0679 g N.
Stickstoff der Eiweisskörper	10 g	.	0,0761 g N.

c) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in feuchten Sägespänen an der Luft verweilten:

Gesammtstickstoff	. . .	5 g Substanz	0,0689 g N.
Stickstoff der Eiweisskörper	10 g	.	0,0794 g N.

#### Versuch VII.

a) Sechs Tage alte Lupinenkeimlinge:

Gesammtstickstoff	. . .	5 g Substanz	0,0637 g N.
Stickstoff der Eiweisskörper	10 g	.	0,0622 g N.

b) Lupinenkeimlinge, die, nachdem sie sechs Tage alt geworden, noch 24 Stunden in Wasserstoff verweilten:

Gesammtstickstoff	. . .	5 g Substanz	0,0635 g N.
Stickstoff der Eiweisskörper	10 g	.	0,0473 g N.

Die Resultate dieser Versuche ergeben die in der folgenden Tabelle zusammengestellten Werthe:

*Stickstoffgehalt von Lupinus luteus.*

	Bei Beginn des Versuchs		Nach 24 stündigem Verweilen in Luft		Nach 24 stündigem Verweilen in Wasserstoff	
	% N	Ges.-N = 100	% N	Ges.-N = 100	% N	Ges.-N = 100
I.						
Gesamt-N . . . .	1,474	100,00	—	—	1,460	100,00
Eiweiss-N . . . .	1,080	73,26	—	—	0,854	58,49
N anderweitiger Körper <sup>1)</sup>	0,394	26,74	—	—	0,606	41,51
II.						
Gesamt-N . . . .	1,358	100,00	—	—	1,502	100,00
Eiweiss-N . . . .	0,980	72,31	—	—	0,854	56,85
N anderweitiger Körper	0,378	27,69	—	—	0,648	43,15
III.						
Gesamt-N . . . .	1,488	100,00	—	—	1,502	100,00
Eiweiss-N . . . .	1,076	72,31	—	—	0,854	56,85
N anderweitiger Körper	0,412	27,69	—	—	0,648	43,15
IV						
Gesamt-N <sup>2)</sup> . . .	1,916	100,00	—	—	1,916	100,00
Eiweiss-N . . . .	1,520	79,27	—	—	1,254	65,45
N anderweitiger Körper	0,396	20,73	—	—	0,662	34,55
V						
Gesamt-N . . . .	1,364	100,00	1,382	100,00	1,358	100,00
Eiweiss-N . . . .	0,960	70,38	0,721	52,17	0,761	56,03
N anderweitiger Körper	0,404	29,62	0,661	47,83	0,597	43,97
VI						
Gesamt-N . . . .	1,364	100,00	1,378	100,00	1,358	100,00
Eiweiss-N . . . .	0,960	70,38	0,794	57,61	0,761	56,03
N anderweitiger Körper	0,404	29,62	0,584	42,39	0,597	43,97
VII						
Gesamt-N <sup>2)</sup> . . .	1,274	100,00	—	—	1,270	100,00
Eiweiss-N . . . .	0,622	48,82	—	—	0,473	37,24
N anderweitiger Körper	0,652	51,18	—	—	0,797	62,76

1) Diese Stickstoffmenge ist nicht direct bestimmt, sondern ergibt sich als Differenz. Die Zahlen drücken den Stickstoffgehalt der vorhandenen Amidosäuren und Säureamide aus.

2) Die Lupinenkeimlinge, welche zu diesem Versuche Verwendung fanden, waren verhältnissmässig wasserarm, daher ihr hoher Stickstoffgehalt.

3) Die Lupinenkeimlinge, welche zu diesem Versuche Verwendung fanden, waren etwas älter als die zu den übrigen Experimenten verwandten.

Unsere Untersuchungen gestatten die folgenden Schlussfolgerungen:

1. Die Versuche V und VI lehren, dass sich in den Lupinenkeimlingen bei Gegenwart des freien atmosphärischen Sauerstoffs ein Zerfall der Eiweissstoffe geltend macht, eine Thatsache, die lange bekannt ist.

2. Die Hypothese Detmer's nimmt an, dass auch bei Sauerstoffabwesenheit ein Eiweisszerfall in der Pflanze zu Stande kommt, und wirklich haben unsere Experimente mit aller Bestimmtheit die Richtigkeit dieser Voraussetzung bewiesen.

3. Der Eiweisszerfall bei Sauerstoffabwesenheit erfolgt nach meinen Versuchen ungefähr mit derselben Geschwindigkeit, wie derjenige bei Luftzutritt.

4. Freier Stickstoff wird von den Untersuchungsobjecten, die nur 24 Stunden lang in Wasserstoff verweilen und dabei ihre Lebensfähigkeit bewahren, nicht ausgegeben.

## **II. Welchen Einfluss üben die Beleuchtungsverhältnisse auf den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen aus?**

### **1. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf das Wachsthum der Triebe keimender Kartoffelknollen.**

Es ist bekannt, dass das Wachsthum der ersten Triebe keimender Kartoffelknollen in eigenartiger Weise abhängig ist von den Beleuchtungsverhältnissen, denen die Knollen ausgesetzt sind. In welcher Weise sich aber der Verlauf des Stoffwechselprocesses gestaltet, wenn die Kartoffelknollen im Licht oder im Dunkeln keimen, ist noch fast gar nicht untersucht worden, und ich habe es mir daher zur Aufgabe gemacht, die bezüglichen Verhältnisse zu studiren. Da nun Stoffwechsel und Wachsthumprocesses stets in näherer Beziehung zu einander stehen, so war es von selbst geboten, auch die Wachsthumsvorgänge unter dem Einfluss verschiedener Beleuchtungsverhältnisse zu berücksichtigen, und ich will zunächst auf die Resultate dieser Beobachtungen eingehen.

Die ältesten Angaben über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Kartoffelknollen finden sich bei Schacht<sup>1)</sup>. Dieser fand, dass bei Zutritt des Lichtes die Keimung der Kartoffeln entweder gänzlich unterbleibt oder nur in einem sehr beschränkten Grade erfolgt, und ferner, dass zur Ausbildung der Wurzeln an den aus den Knospen der Knollen hervorgehenden Trieben eine feuchte Umgebung nothwendig ist. Die gleichen Beobachtungen machte von Rappard<sup>2)</sup>, welcher feststellte, dass Kartoffeln, die dem Licht ausgesetzt sind, sehr schwer keimen, besonders wenn sie in trockener Atmosphäre liegen.

Auch Sachs<sup>3)</sup> fand, dass das Licht eine hemmende Wirkung auf das Wachsthum der ersten Internodien der Kartoffeln, welche im Dunkeln eine bedeutende Streckung erfahren, ausübt, während die fernerer Stengelglieder sich nur bei Lichtzutritt normal ausbilden. C. Kraus<sup>4)</sup> vertritt die Anschauung, nach welcher die beschränkte Entwicklung der ersten Triebe der Kartoffeln bei Lichtzutritt nicht Folge einer Lichtwirkung ist, sondern durch ungenügende Versorgung der Gewebe mit Wasser bedingt wird.

Ich muss aber Vöchting<sup>5)</sup> durchaus beistimmen, wenn er sich gegen C. Kraus wendet und nachdrücklich betont, dass der Modus des Wachstums der Kartoffeltriebe in erster Linie durch die Beleuchtungsverhältnisse beeinflusst wird. Vöchting<sup>6)</sup> liess Kartoffelknollen, ohne ihnen Wasser zuzuführen, im Dunkeln und im Licht keimen, oder er stellte seine Versuche derartig an, dass die bis zu den Terminalknospen in Erde eingesetzten Knollen im Dunkeln oder im Licht gehalten wurden, damit die sich aus den Keimsprossen entwickelnden Wurzeln in die Erde eindringen konnten. In allen Fällen ergab sich, dass die ersten Triebe der Lichtknollen sehr kurz blieben, während sich diejenigen der Dunkelknollen bedeutend streckten.

---

1) Schacht, Bericht über die Kartoffel und ihre Krankheiten, 1856, S. 3—5.

2) v. Rappard, Annalen der Landwirtschaft, Bd. 50, S. 311.

3) Sachs, Botan. Zeitung, Beilage 15.

4) C. Kraus, Bericht der deutschen botan. Gesellschaft, Bd. 3, Berlin 1885, S. 182.

5) Vöchting, Bibliotheca botanica, Heft 4, 1887, S. 3.

6) Vöchting, daselbst, S. 3 u. 4.



Was nun meine Beobachtungen anbetrifft, so wurden dieselben in folgender Weise durchgeführt:

Als Untersuchungsmaterial dienten wohlausgebildete Kartoffelknollen einer weissen und einer rothschaligen Varietät, welche mittlere Grösse besaßen. Die Versuche begannen Mitte Januar. Die weissen Kartoffeln verweilten in trockener oder in feuchter Luft, und zwar entweder im Dunkeln oder dem Einfluss des Wechsels von Tag und Nacht ausgesetzt, während ich mit den rothen Kartoffeln bloss solche Versuche anstellte, bei denen die Objecte nur in trockener Luft im Dunkeln oder im Licht verweilten.

Zur Aufnahme der Knollen, denen kein Wasser zugeführt werden sollte, diente ein mit vier Fächern versehener Pappkasten von 80 cm Länge, sowie Breite, und 12 cm Höhe. Zwei Fächer des Kastens konnten mit einer Glasplatte bedeckt werden, welche das Licht frei hindurch liess; die beiden anderen Fächer wurden mit einer Glasplatte verschlossen, die zur Abhaltung des Lichtes mit schwarzem Papier überklebt war.

Bei den Experimenten mit weissen Kartoffeln, welche in feuchter Luft cultivirt werden sollten, brachte ich dieselben auf Porzellanteller, die mit feuchtem und stets mit genügenden Wassermengen aufs Neue versorgtem Sande beschickt waren. Die Knollen wurden mit ihren Nabelenden in den feuchten Sand eingedrückt und also in verticaler Stellung gehalten. Den einen Teller brachte ich unter eine grosse, etwa drei Fuss breite Glasglocke, den anderen unter einen grossen Zinkblechrecipienten. Die Apparate standen vor dem nach Norden gelegenen Fenster eines geheizten Raumes, woselbst sie bis Ende Mai resp. Anfang Juni verweilten.

Schon nach Verlauf weniger Wochen begann die Keimung der Knollen. Es kamen in allen Fällen sehr zahlreiche Knospen zur Entwicklung, die meisten in der Nähe der morphologischen Spitze der Untersuchungsobjecte. Die Lichtknollen ergrüneten, ebenso ihre Triebe. Ende Mai liess sich Folgendes beobachten:

Die Triebe der meisten Kartoffeln, welche sich in trockener Luft bei Lichtabschluss entwickelt hatten, besaßen eine Länge von 4—6 cm, während die Triebe, welche im Dunkeln in feuchter Luft zur Ausbildung gekommen waren, 8—10 cm maassen, und Wurzeln von 6—8 cm Länge in den feuchten Sand hinabgeschickt hatten.

Dagegen hatten die weissen Kartoffeln, welche sich in trockener und feuchter Luft bei Lichtzutritt ausbildeten, Triebe von nur

1—1½ cm Länge entwickelt; in feuchter Luft waren ebenfalls Wurzeln an den Trieben zum Vorschein gekommen. Die Internodien der Triebe der Lichtkartoffeln erschienen sehr kurz und waren mit vielen Knospen und Stolonen besetzt.

Die Länge der Stengeltheile der rothen Kartoffeln betrug Ende Mai bei den Untersuchungsobjecten, die im Dunkeln trocken gehalten worden waren, 4—6 cm. — Die Lichtknollen dagegen hatten nur Triebe von 1—1½ cm.

Wenn in meinen Versuchen die Dunkeltriebe, welche freilich stets viel länger als die Lichttriebe erschienen, doch keine übermässige Entwicklung erfahren hatten, so hängt dies wohl damit zusammen, dass die Knollen, wie erwähnt, in allen Fällen sehr zahlreiche Knospen zur Entwicklung brachten.

## 2. Der Trockensubstanzgehalt gekeimter Kartoffelknollen.

Für die Berechnung der Gesamtergebnisse war es nothwendig, Trockensubstanz-Bestimmungen der Kartoffeln vorzunehmen. Dieselben wurden in der Weise ausgeführt, dass je 2—3 Stück der sorgfältig gereinigten, gekeimten Kartoffeln in einer Reibschale eine sehr feine Zerkleinerung erfuhren, um dann von dem erhaltenen Brei je 3 oder 5 g in bekannter Weise vom Wasser zu befreien.

Diese Beobachtungen lieferten die folgenden Resultate:

### 1. In trockener Luft gekeimte Kartoffeln.

#### a) Weisse Kartoffeln, im Dunkeln gekeimt, untersucht Ende Mai:

	a	b
Angewandte Substanz . . .	5 g	5 g
Nach dem Trocknen . . .	<u>2,0275</u>	<u>2,025</u>
Trockensubstanz . . . . .	40,55 %	40,5 %
	Mittel: 40,52 %	

#### b) Rothe Kartoffeln, im Dunkeln gekeimt, untersucht Anfangs

Juni:

	a	b
Angewandte Substanz . . .	3 g	3 g
Nach dem Trocknen . . .	<u>0,9618</u>	<u>0,963</u>
Trockensubstanz . . . . .	32,06 %	32,1 %
	Mittel: 32,08 %	

c) Weisse Kartoffeln, im Licht gekeimt, untersucht Ende Mai:

Angewandte Substanz . . .	3 <sup>a</sup> g	3 <sup>b</sup> g
Nach dem Trocknen . . .	0,8298 ,	0,8298 ,
Trockensubstanz . . .	27,66 %	27,66 %
Mittel: 27,66 %.		

d) Rothe Kartoffeln, im Licht gekeimt, untersucht Anfangs Juni:

Angewandte Substanz . . .	3 <sup>a</sup> g	3 <sup>b</sup> g
Nach dem Trocknen . . .	0,9075 ,	0,9102 ,
Trockensubstanz . . .	30,25 %	30,34 %
Mittel: 30,29 %.		

## 2. In feuchter Luft gekeimte Kartoffeln.

e) Weisse Kartoffeln, im Dunkeln gekeimt, untersucht Ende Mai:

Angewandte Substanz . . .	3 <sup>a</sup> g	3 <sup>b</sup> g
Nach dem Trocknen . . .	0,6957 ,	0,6966 ,
Trockensubstanz . . .	23,19 %	23,22 %
Mittel: 23,20 %.		

f) Weisse Kartoffeln, im Licht gekeimt, untersucht Ende Mai:

Angewandte Substanz . . .	3 <sup>a</sup> g	5 <sup>b</sup> g
Nach dem Trocknen . . .	0,6972 ,	1,164 ,
Trockensubstanz . . .	23,24 %	23,28 %
Mittel: 23,26 %.		

Diese Zahlen ergaben, dass der Trockensubstanzgehalt der in feuchter Luft gekeimten Kartoffeln — mag die Keimung bei Lichtzutritt oder im Dunkeln erfolgt sein — fast genau derselbe ist. Bei dem Verweilen in trockener Luft haben aber die Dunkelkartoffeln, namentlich die weissen, erheblich mehr Wasser abgegeben, als die Lichtkartoffeln, eine Erscheinung, die leicht verständlich ist, wenn man bedenkt, dass die ersteren viel längere Triebe als die letzteren entwickelten, wodurch die transpirierende Oberfläche der Untersuchungsobjecte wesentlich vergrössert werden musste.

### 3. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Athmung keimender Kartoffelknollen.

Die ersten Versuche über die Athmung der Kartoffeln wurden von Saussure<sup>1)</sup> angestellt. Dieser fand, dass eine Kartoffelknolle in 24 Stunden 0,4 ihres Volumens an Sauerstoffgas verbrauchte; sie gab dafür nur 0,32 ihres Volumens an Kohlensäure ab; die übrigen 0,08 Sauerstoffgas blieben in ihrem Gewebe absorbiert. von Rappard<sup>2)</sup> wies nach, dass eine Kartoffelknolle von 100 g vom Anfang der Keimung bis zu einer Keimlänge von 8—10 Zoll 4,11 g Stärke verlor. Davon fanden sich nur 0,468 g als Stärke und Zucker in den Keimen wieder; es waren also 3,642 g Stärke zur Athmung und zur Bildung der Zellhäute verbraucht worden. Nobbe<sup>3)</sup> brachte zwei Knollen in einen Aspirator, durch welchen Luft geleitet wurde. Sie verloren in sechs Monaten bei einem Anfangsgewicht von 176,694 g 29,921 g Wasser und 8,523 g Kohlensäure. Die Kohlensäureentwicklung blieb während der Versuchszeit ziemlich constant, dagegen nahm die Verdunstung von Wasser im März mit dem Lebhafterwerden der Keimung zu. Die aufgefangene Kohlensäuremenge entsprach etwa einem Drittel des verlorenen Stärkemehls.

Diese Versuche sind für uns aber von geringem Interesse, da dieselben die von uns behandelte Frage nicht speciell berühren<sup>4)</sup>.

Wir stellten uns zur Aufgabe, einerseits die Athmung ruhender Kartoffelknollen festzustellen, andererseits die Athmung solcher gekeimter Knollen zu ermitteln, die schon mehrere Monate lang unter verschiedenen Bedingungen gekeimt hatten. Näheres über die Keimungsbedingungen ist zu finden in dem Abschnitt über das Wachstum der Kartoffelknollen.

1) Vergl. Saussure, *Recherches chimiques*, p. 110.

2) v. Rappard, *Annalen der preussischen Landwirthschaft*, Bd. 50, 1867, S. 305.

3) Nobbe, *Landw. Versuchstationen*, Bd. 7, citirt nach de Vries, *Landwirthschaftliche Jahrbücher*, Bd. 7, 1878.

4) Auch die zahlreichen Untersuchungen, welche Müller-Thurgau (*Landw. Jahrbücher*, Bd. 11 u. 14) über die Athmung der Kartoffelknollen ausführte, stehen nicht in unmittelbarer Beziehung zu der von uns behandelten Frage.

Die Athmungsversuche selbst wurden in folgender Weise ausgeführt:

Der zu den Experimenten angewandte Apparat ist im Wesentlichen derselbe, wie ihn Clausen<sup>1)</sup> zu seinen Versuchen benutzt und beschrieben hat. Es wurde mittelst eines Aspirators ein gleichmässiger kohlensäurefreier Luftstrom über die Knollen hinweggeleitet, welcher die ausgeathmete Kohlensäure in Barytwasser führte, um dann in diesem die absorbirte Menge Kohlensäure quantitativ zu bestimmen.

Um den Luftstrom von Kohlensäure zu befreien, durchstrich derselbe ein Glasgefäss, welches zu unterst mit concentrirter Kalilauge, oben mit Aetzkalistückchen angefüllt war, und 2 U-Röhren, die mit starker Kalilauge getränkte Bimssteinstückchen enthielten. So von aller Säure befreit, trat der Luftstrom in den Respirationsraum ein. Dieser wurde durch ein 28 cm hohes und 16 cm breites Glasgefäss dargestellt, welches oben eine weite Oeffnung besass, durch welche die Untersuchungsobjecte bequem eingeführt werden konnten. Die Oeffnung ist oben durch einen dreifach durchbohrten Korkstopfen verschlossen, in dessen eine Oeffnung ein rechtwinklig gebogenes Glasrohr eingeführt ist, welches bis zum Boden des Gefässes reichte und zum Eintritt der Luft diente. Die andere Oeffnung wurde durch ein ähnlich gebogenes, kurzschenkliges Glasrohr ausgefüllt, welches die kohlensäurehaltige Luft in die Barytröhre führte. In der dritten Oeffnung befand sich das Thermometer, das in zwei Zehntel-Grade getheilt, mit seinem Quecksilberbehälter die Versuchsobjecte berührte. Ein luftdichter Verschluss des Korkstopfens konnte dadurch herbeigeführt werden, dass derselbe mit einer mehrere Centimeter hohen Paraffinschicht überzogen wurde. Der Pflanzenbehälter hatte in einem Umhüllungsgefäss Platz gefunden, welches, mit Wasser angefüllt, durch Zugiessen von kaltem oder warmem Wasser, die Regulirung der Temperatur im Respirationsraum bequem gestattete.

An das Gasausflussrohr schliesst sich die Pettenkofer'sche Barytröhre an, welche zur Absorption der Kohlensäure mit 75 ccm Barytwasser gefüllt ist. Um zu verhindern, dass beim Einschalten einer neuen Barytröhre atmosphärische Luft in den Respirationsraum

---

1) Vergl. Clausen, Landw. Jahrbücher 1890, S. 896 f.

eindringt und aus diesem Kohlensäure entweicht, sind an den Gummischläuchen, welche das Respirationsgefäß mit der U-Röhre einerseits und mit der Barytröhre andererseits verbinden, zwei Quetschhähne angebracht, die beim Umschalten des gefüllten Barytrohres geschlossen werden.

Zwischen dem Barytrohr und dem Aspirator war ein kleines U-Rohr eingefügt, das, mit Aetzkalkstückchen angefüllt, den Zweck hatte, etwaige aus dem Wasser des Aspirators aufsteigende Kohlensäure zu absorbieren.

Der Aspirator, welcher zur Herstellung eines Luftstromes diente, war mit einem dicht schliessenden Gummistopfen verschlossen und fasste ca. 14 l. Die Regulirung des Wasserabflusses geschah durch einen Glashahn in der Weise, dass stündlich 3 l Wasser, welche im Messkolben genau controlirt wurden, abflossen.

Vor jedem eigentlichen Experiment, nachdem das Respirationsgefäß mit Kartoffeln beschickt worden war, wurde mit Hülfe des Aspirators zwei Stunden Luft durch den zusammengestellten Apparat geleitet, ohne dass zunächst eine Barytröhre eingeschaltet war.

Das Barytwasser und ebenso die Oxalsäurelösung sind nach der bei Clausen<sup>1)</sup> angegebenen Weise hergestellt worden.

Die Füllung der Barytröhren wurde mittelst des auf Taf. XXVI, Fig. 2 dargestellten Apparates bewerkstelligt. Das grosse, Barytwasser enthaltende Gefäß *b*, war mit einem Kautschukstopfen verschlossen, dessen eine Bohrung zur Aufnahme des mit dem Kalirohr *K'* verbundenen Glasrohrs diente, während die zweite Bohrung durch das am unteren Ende umgebogene Glasrohr *g* verschlossen war. Dieses Glasrohr stand mittelst des Schlauches *sch* mit der Bürette *b* in Verbindung. Zur Abhaltung der Kohlensäure der Atmosphäre diente das Kalirohr *K''*. Durch Oeffnen des Quetschhahns *qu* konnte die Bürette mit Barytwasser angefüllt und dieses leicht aus derselben in die Barytröhren übergeführt werden. Titirt wurden in jedem Falle 25 ccm des Barytwassers, welches zur Absorption der Kohlensäure gedient hatte und ebenso 25 ccm des ursprünglichen Barytwassers.

Die Flüssigkeit aus der Barytröhre gelangte nun in einen Glaszylinder, in welchem sich der gebildete kohlensaure Baryt absetzte;

1) Clausen, Landw. Jahrbücher 1890, Bd. 19, S. 898.

nach 24 Stunden wurde dann der Titre von je 25 ccm der klaren Flüssigkeit bestimmt.

Als Indicator diente in Alkohol gelöstes Phenolphthalein.

Um die Fehlerquellen der Methode zu prüfen, erschien es geboten, Controlversuche in der Weise anzustellen, dass der Apparat, ohne das Respirationsgefäß mit Kartoffeln zu beschicken, in Gang gesetzt wurde. Diese mehrfach wiederholten Controlversuche ergaben folgende Resultate, welche sich auf 1—1½ stündige Versuchsdauer beziehen<sup>1)</sup>.

#### Gefunden wurden:

bei 20° C. während 1 Stunde in 75 cm Barytwasser	1,10 mg CO <sub>2</sub>
„ 20° „ „ 1 „ „ 75 „ „	0,95 „ „
„ 20° „ „ 1½ „ „ 75 „ „	0,95 „ „
„ 20° „ „ 1½ „ „ 75 „ „	0,05 „ „
„ 20° „ „ 1 „ „ 75 „ „	0,70 „ „
„ 35° „ „ 1½ „ „ 75 „ „	0,75 „ „
„ 40° „ „ 1½ „ „ 75 „ „	0,65 „ „
„ 0° „ „ 1 „ „ 75 „ „	0,60 „ „

Die Leistungsfähigkeit des Apparates ist demnach als eine sehr gute zu bezeichnen.

Die Athmungsgrösse der ruhenden weissen und rothen Kartoffeln wurde Ende Januar ermittelt. In Anwendung kamen stets 10 Stück bei 20° C.

#### Weisse Kartoffeln.

Gewicht der Knollen  g	Zeitdauer des Versuchs	In 25 ccm Barytwasser absorbierte mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
			CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel mg
611	1 Stunde	10,2	1,66	1,70
611	2 „	20,0	1,63	
591	1 „	10,8	1,82	
591	2 „	21,0	1,77	
572	1 „	9,6	1,66	
572	2 „	19,3	1,68	

1) Auch bei diesen Versuchen wurde vor der Einschaltung der Barytröhre 1—1½ Stunden Luft durch den Apparat geleitet.

*Rothe Kartoffeln.*

Gewicht der Knollen g	Zeitdauer des Versuchs	In 25 ccm Barytwasser absorbirte mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
			pro Stunde und 100 g in mg	im Mittel mg
612	1 Stunde	7,5	1,22	1,26
612	2 "	15,3	1,25	
637	1 "	8,0	1,24	
637	2 "	16,2	1,27	
640	1 "	8,1	1,26	
640	2 "	16,3	1,27	

Die Experimente über die Athmung gekeimter Kartoffeln, welche ich Ende Mai resp. Anfangs Juni derartig ausführte, dass die Licht- und Dunkelknollen bei Abschluss des Lichts auf ihre Kohlensäureproduction geprüft wurden (auch hier gelangten stets 10 Stück bei 20° C. zur Verwendung), lieferten folgende Resultate:

*Weisse Kartoffeln.*

Keimungs- bedingungen	Gewicht der Knollen g	Zeitdauer des Versuchs	In 75 ccm Baryt- wasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
				pro Stunde u. 100 g in mg	im Mittel mg
Lichtkartoffeln in feuchter Luft gekeimt	685	1 Stde.	16,7	2,43	2,42
		1 "	16,5	2,41	
		1 "	16,75	2,44	
		2 "	33,00	2,41	
Lichtkartoffeln in trockener Luft gekeimt	550	1 Stde.	13,4	2,43	2,39
		1 "	13,2	2,40	
		1 "	13,0	2,36	
		2 "	26,0	2,36	
Dunkelkartoffeln in feuchter Luft gekeimt	645	1 Stde.	9,0	1,39	1,41
		1 "	9,3	1,44	
		2 "	18,0	1,39	
Dunkelkartoffeln in trockener Luft gekeimt	404	1 Stde.	7,15	1,77	1,78
		1 "	7,20	1,78	
		2 "	14,4	1,78	
		1 "	7,2	1,78	



*Rothe Kartoffeln.*

Keimungs- bedingungen	Gewicht der Knollen g	Zeitdauer des Versuchs	In 75 ccm Baryt- wasser absorbierte mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
				pro Stunde u. 100 g in mg	im Mittel mg
Lichtkartoffeln in trockener Luft gekeimt	520	1 Stde.	13,8	2,65	2,62
		1 "	13,6	2,61	
		1 "	13,65	2,62	
		2 "	27,10	2,60	
Dunkelkartoffeln in trockener Luft gekeimt	522	1 Stde.	11,7	2,24	2,23
		1 "	11,6	2,22	
		1 "	11,6	2,22	
		2 "	23,25	2,22	

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen weiter unten näher besprochen werden.

#### 4. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Zuckerbildung in keimenden Kartoffelknollen.

Ueber die Anwesenheit von Zucker in den Kartoffelknollen sind die Angaben in der Literatur sehr verschieden.

Berchtold<sup>1)</sup> giebt an, dass nur die besten Sorten im reifen Zustande Zucker enthalten, dass dieser dagegen anderen Sorten gänzlich fehle. Schacht<sup>2)</sup> fand jedoch in Kartoffelknollen, namentlich in den Zellen, welche das Korkgewebe begrenzen, häufig Zucker. Von Rappard<sup>3)</sup> konnte in reifen Knollen gar keinen Zucker nachweisen. — Nach den mikrochemischen Befunden von de Vries<sup>4)</sup> enthalten ebenfalls reife Kartoffeln keinen Zucker; derselbe tritt erst beim Nachreifen und besonders bei der Keimung der Untersuchungsobjecte auf.

1) Berchtold, Die Kartoffeln, 1842, S. 3.

2) Schacht, Bericht über die Kartoffelpflanze, 1854, S. 3.

3) v. Rappard, Annalen der Landwirtschaft, 1867, Bd. 50, S. 306. Abgezogen nach de Vries, Landw. Jahrbücher, 1878, Bd. 7, S. 227.

4) de Vries, Landw. Jahrbücher, 1878, Bd. 7, S. 227.

Nun hat Müller-Thurgau<sup>1)</sup> durch seine wichtigen Untersuchungen nachgewiesen, dass der Zuckergehalt ruhender Kartoffelknollen in hohem Grade abhängig ist von den Temperaturverhältnissen, welchen dieselben ausgesetzt sind. Bringt man z. B. zuckerfreie, ruhende Knollen in eine Temperatur von etwas über 0° C., so häuft sich in denselben in kurzer Zeit viel Zucker an (Süsswerden der Kartoffeln), weil unter solchen Umständen der Verbrauch des sich in den Knollen fortwährend bildenden Zuckers für die Zwecke der Athmung etc., ein sehr geringfügiger ist. Werden die süßgewordenen Kartoffeln höheren Temperaturen ausgesetzt, so verschwindet der Zucker wieder mehr und mehr, in Folge bedeutend gesteigerter Athmung.

Auch die Bedingungen, unter denen die Keimung erfolgt, sind von bedeutsamem Einfluss auf den Zuckergehalt der Knollen, und Detmer<sup>2)</sup> constatirte z. B., dass ursprünglich zuckerhaltige ruhende Kartoffeln, die in trockener Luft im diffusen Licht keimten, nach längerer Zeit gar keinen Zucker oder nur Spuren davon enthielten, während bei der Keimung im Dunkeln viel Zucker gebildet wurde<sup>3)</sup>.

Bei meinen Versuchen führte ich die Zuckerbestimmung in der Weise aus, dass zwei oder drei Stück der ruhenden oder gekeimten Knollen in einer Reibschale fein zerrieben wurden, um dann je 30 g des Breies zur Untersuchung zu benutzen. Diese Menge gelangte im Becherglase mit nicht zu wenig Wasser unter häufigem Umschütteln in Berührung. Nach Verlauf einer Stunde wurde die Mischung auf ein Filter gebracht und die Flüssigkeit mittelst der Saugpumpe vom Rückstande getrennt, dieser letztere gut ausgewaschen und die Lösung event. nach abermaligem Filtriren auf 180 oder 200 ccm aufgefüllt.

1) Müller-Thurgau, Landw. Jahrbücher, Bd. 11, S. 227.

2) Detmer, Pflanzenphysiologische Untersuchungen über Fermentbildung und fermentative Prozesse, Jena 1884, S. 37.

3) Ueber die Natur des in Kartoffelknollen unter bestimmten Umständen entstehenden Zuckers hat Müller-Thurgau (Landw. Jahrbücher, Bd. 14, S. 909) Untersuchungen angestellt. Er fand, dass sich Rohrzucker und daneben eine auf Kupferlösung reducirend einwirkende Zuckerart bildet, von der allerdings nicht festgestellt ist, ob sie Traubenzucker oder Maltose war. Ich habe bei meinen Untersuchungen nur auf diese letzte Zuckerart Rücksicht genommen, da der Rohrzucker nicht unmittelbar als solcher in die Stoffwechselvorgänge eingreift, sondern wohl immer erst eine Umwandlung in reducirend wirkenden Zucker erfährt.

In der einen Hälfte der Flüssigkeit bestimmte ich den Zucker direct mit Fehling'scher Lösung in bekannter Weise. Die andere Hälfte wurde mit Bleiessig versetzt, der entstandene Niederschlag abfiltrirt und erst das Filtrat auf Zucker geprüft. Darnach beziehen sich die gefundenen Werthe in nachstehender Tabelle für den Zuckergehalt der ruhenden und gekeimten Kartoffeln stets auf 15 g frische Substanz:

### Zuckergehalt ruhender Kartoffelknollen.

#### a) *Weisse Kartoffeln.*

Zeit der Untersuchung	Art der Ausführung	Gefundenes Kupferoxyd	Trauben-zucker
		g	g
Mitte Januar	Mit Bleiessig	0,130	0,0589
		0,118	0,0530
		0,1175	0,0533
		0,108	0,0489
		0,110	0,0498
Ende Januar	Ohne Bleiessig	0,128	0,0580
		0,119	0,0540
		0,120	0,0544
		0,109	0,0499
		0,109	0,0494

#### b) *Rothe Kartoffeln.*

Zeit der Untersuchung	Art der Ausführung	Gefundenes Kupferoxyd	Trauben-zucker
		g	g
Anfang	Mit	0,038	0,0172
	Bleiessig	0,041	0,0185
Februar	Ohne	0,045	0,0204
	Bleiessig	0,047	0,0213

**Zuckergehalt gekeimter Kartoffelknollen.**

Zeit der Untersuchung	Kartoffelsorte und Keimungsbedingungen	Art der Ausführung	Gefundenes Kupferoxyd	Trauben-zucker
			g	g
Ende Mai	Weisse Licht-kartoffeln in feuchter Luft	Mit Bleiessig	0,264	0,1197
			0,256	0,1167
		Ohne Bleiessig	0,240	0,1087
			0,240	0,1087
	Weisse Dunkel-kartoffeln in feuchter Luft	Mit Bleiessig	0,121	0,0548
			0,1136	0,0510
		Ohne Bleiessig	0,132	0,0598
			0,109	0,0494
Anfangs Juni	Weisse Licht-kartoffeln in trockener Luft	Mit Bleiessig	0,00109	0,0005
			0,00108	0,0004
		Ohne Bleiessig	0,00109	0,0005
	Weisse Dunkel-kartoffeln in trockener Luft	Mit Bleiessig	0,0912	0,0414
			0,0975	0,0442
		Ohne Bleiessig		
	Rothe Licht-kartoffeln in trockener Luft	Mit Bleiessig	0,0155	0,0072
		Ohne Bleiessig	0,0143	0,0064
	Rothe Dunkel-kartoffeln in trockener Luft	Mit Bleiessig	0,0855	0,0387
		Ohne Bleiessig	0,0866	0,0392

## 5. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Diastasebildung in keimenden Kartoffelknollen.

Ueber das Vorkommen der Diastase in keimenden Kartoffelknollen existiren in der Literatur nur wenige Angaben. Payen und Persoz<sup>1)</sup> fanden in ruhenden Kartoffeln kein Ferment, wohl fanden sie aber in den gekeimten Knollen wenig Diastase. Zu denselben Resultaten gelangten auch Müller-Thurgau<sup>2)</sup> und Detmer<sup>3)</sup>.

1) Payen und Persoz, Ann. de Chim. et de Phys., t. 53, p. 87.

2) Müller-Thurgau, Landw. Jahrbücher, Bd. 11, S. 814.

3) Detmer, Pflanzenphysiologische Untersuchungen über Fermentbildung und fermentative Prozesse, Jena 1884, S. 42.

Da nun der Zuckergehalt der im Licht und im Dunkeln gekeimten Knollen sich sehr verschieden erwiesen hatte, war es für mich von grossem Interesse, die Untersuchungsobjecte auch auf Diastase zu prüfen.

Ich untersuchte die Knollen Ende Mai und es kamen weisse Kartoffeln, die in trockener sowie in feuchter Luft bei Lichtzutritt und im Dunkeln gekeimt hatten, zur Verwendung. Die Prüfung geschah in folgender Weise:

Drei oder vier Stück der gut gereinigten Kartoffeln wurden in der Reibschale fein zerrieben, der Saft ausgepresst und mehrmals filtrirt, bis durch alkoholische Jodlösung keine Stärke mehr nachweisbar war. Von diesem Saft gelangten je 5 ccm in einem hohen Glasrohr mit 10 ccm Wasser und 10 ccm  $\frac{1}{2}$  procentigem Stärkekleister in Berührung, worauf die Gefässe mit Wattepfropfen verschlossen ins Dunkle gestellt wurden. Der Zusatz von Wasser hatte den Zweck, in dem dunkelgefärbten Saft die Stärkereaction leichter erkennen zu lassen.

In Zwischenräumen von je zwei Stunden ward geprüft, ob eine Stärkeumbildung durch Diastase eingetreten war; nach Verlauf von sechs Stunden ergaben sich folgende Resultate:

Der Saft der weissen Kartoffeln, welche in trockener Luft bei Lichtzutritt oder im Dunkeln gekeimt und ebenso derjenige Saft der weissen Knollen, die in feuchter Luft im Dunkeln verweilt hatten, zeigte, wie die Jodreaction ergab, nur eine geringe Wirkung auf den Stärkekleister.

Dagegen vermochte der Saft aus den weissen Knollen, die in feuchter Luft bei Lichtzutritt gekeimt waren, unverkennbar energischer auf den Stärkekleister einzuwirken. Dieser Saft enthielt entschieden mehr Diastase als derjenige der übrigen Knollen<sup>1)</sup>, eine Thatsache, die besonders auch deshalb interessant ist, weil die in

---

1) Dass nicht etwa ein höherer Säuregehalt der Lichtknollen, die in feuchter Atmosphäre verweilt hatten, die Ursache der starken diastatischen Wirkung ihres Saftes gewesen sein kann, geht aus Versuchen hervor, bei denen die Säfte sämtlicher Knollen mit Lakmuspapier auf Säure geprüft wurden. Eine merkliche Differenz der Acidität der Säfte war nicht festzustellen.

Diese Prüfungen mussten vorgenommen werden, weil bekanntlich Gegenwart von Säuren, wenn dieselben nicht in zu grosser Quantität vorhanden sind, die Diastasewirkung wesentlich beschleunigen.

in feuchter Atmosphäre bei Lichtzutritt gekeimten weissen Knollen sich relativ zuckerreich erwiesen. (Vergl. unter 4.)

Eine Differenz im Diastasegehalt der übrigen Untersuchungs-objecte war nicht zu constatiren.

## 6. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf den Eiweissumsatz in keimenden Kartoffelknollen.

Ueber den Eiweissumsatz in keimenden Kartoffelknollen ist bis jetzt nur wenig bekannt. Eine sehr wichtige Thatsache stellte v. Rappard<sup>1)</sup> fest. Dieser wies nach, dass der Gehalt an Gesamtstickstoff sich während der Keimung nicht verändert. Ueber das Verhalten der Eiweissstoffe selbst führte er keine Specialuntersuchungen aus. De Vries<sup>2)</sup> nimmt an, dass während der Keimung ein Theil des Eiweisses in Solanin umgesetzt wird und dass dieses sich in zunehmender Menge in den Keimsprossen anhäuft. Auch auf das Auftreten anderweitiger stickstoffhaltiger Zersetzungsproducte weist de Vries<sup>3)</sup> hin.

Ich führte meine Experimente in der Weise aus, dass je zwei Kartoffeln im Mörser fein zerrieben und immer je 10 g einmal auf Gesamtstickstoff und ferner auf Stickstoff der Eiweissstoffe nach den im ersten Abschnitt angegebenen Methoden untersucht wurden.

In nachstehender Tabelle sind die Ergebnisse der Analysen mitgetheilt:

Gehalt von je 10 g der gekeimten weissen Kartoffeln an Gesamtstickstoff und Stickstoff der Eiweissstoffe, untersucht Ende Mai.

Keimungs- bedingungen	Gesamt- stickstoff	Stickstoff der Eiweissstoffe
	g	g
Dunkelkartoffeln	0,046264	0,032232
in trockener Luft gekeimt	0,045859	0,031404
	0,045859	0,032232

1) v. Rappard, Annalen der preuss. Landwirtschaft, Bd. 50, 1867, S. 301.

2) de Vries, Landw. Jahrbücher, Bd. 7, 1878, S. 241.

3) Derselbe, daselbst, S. 241 u. 242.

Keimungs- bedingungen	Gesamt- stickstoff	Stickstoff der Eiweissstoffe
	g	g
Lichtkartoffeln in trockener Luft gekeimt	0,032001 0,032001 —	0,019858 0,020122 0,020122
Dunkelkartoffeln in feuchter Luft gekeimt	0,026919 0,026919	0,015007 0,015801
Lichtkartoffeln in feuchter Luft gekeimt	0,026919 0,026919	0,016293 0,016062

## 7. Zusammenstellung der Resultate.

Die in Vorstehendem über den Trockensubstanzgehalt der Kartoffeln, über ihre Athmungsgrösse, ihren Zuckergehalt, ihren Gehalt an Gesamtstickstoff und an Stickstoff der Eiweissstoffe mitgetheilten Werthe führen zu der folgenden Zusammenstellung.

In derselben sind alle Zahlen auf 100 g Trockensubstanz berechnet.

Keimungs- bedingungen	Trocken- substanz	Athmungs- grösse	Zucker- gehalt	Gesamt- stickstoff	Eiweis- stickstoff
	g	mg CO <sub>2</sub>	g	g	g
1. Weisse Dunkel- kartoffeln in trockener Luft gekeimt	40,55 40,50 —	4,37 4,40 4,40	0,7281 0,682 —	1,1423 1,1322 1,1322	0,7958 0,7754 0,7958
2. Weisse Licht- kartoffeln in trockener Luft gekeimt	27,66 27,66 — —	8,80 8,67 8,54 8,54	0,0120 0,0096 0,0120 —	1,569 1,569 — —	0,7274 0,7274 0,7143 —
3. Weisse Dunkel- kartoffeln in feuchter Luft gekeimt	23,19 23,22 — —	6,21 6,01 6,01 —	1,5792 1,7261 1,4700 1,4236	1,1599 1,1599 — —	0,6425 0,6823 — —

Keimungs- bedingungen	Trocken- substanz g	Athmungs- grösse mg CO <sub>2</sub>	Zucker- gehalt g	Gesamt- stickstoff g	Eiweiss- stickstoff g
4. Weisse Licht- kartoffeln in feuchter Luft gekeimt	23,24	10,41	2,9147	1,1579	0,7017
	23,28	10,35	3,0051	1,1579	0,6911
	—	10,51	3,2068	—	—
	—	10,35	3,2067	—	—
5. Rothe Dunkel- kartoffeln in trockener Luft gekeimt	32,06	6,98	0,8045	—	—
	32,10	6,92	0,8147	—	—
	—	6,93	—	—	—
	—	6,92	—	—	—
6. Rothe Licht- kartoffeln in trockener Luft gekeimt	30,35	8,76	0,1585	—	—
	30,34	8,63	0,1409	—	—
	—	8,64	—	—	—
	—	8,60	—	—	—

## 8. Schlussfolgerungen.

Versuchen wir es nun, das vorliegende Zahlenmaterial zu verwerthen, um ein näheres Verständniss der Stoffwechselprocesse zu gewinnen, die sich unter verschiedenen Umständen in den keimenden Kartoffeln abspielen, so ist zunächst zu betonen, dass die Beleuchtungsverhältnisse scheinbar keinen wesentlichen Einfluss auf den Eiweissumsatz in den Knollen auszuüben vermögen, denn die Dunkel- und Lichtknollen, mögen sie in trockener oder feuchter Luft verweilt haben, enthielten bei Abschluss der Versuche nahezu die gleichen Mengen Eiweissstickstoff.

Der wirkliche Sachverhalt ergibt sich aber erst, wenn man die Werthe, welche über die Athmungsgrösse festgestellt sind, näher betrachtet. Hier lässt sich die interessante Thatsache beobachten, dass die weissen, sowie die rothen Kartoffeln, welche in trockener und in feuchter Luft verweilt hatten, nachträglich im Dunkeln sehr erheblich mehr Kohlensäure ausgaben, wenn sie während der mehrere Monate dauernden Keimung dem Licht ausgesetzt gewesen waren. Es müssen also durch das Licht Bedingungen in den Knollen inducirt worden sein, die eine gesteigerte Athmung der Untersuchungsobjecte herbeiführten.



Freilich könnte hier der Einwand erhoben werden, dass die Lichtknollen, welche in trockener Luft gekeimt hatten, deshalb viel energischer als die entsprechenden Dunkelkartoffeln athmeten, weil sie wasserreicher waren als diese letzteren. Indessen dieses Bedenken kann nicht aufrecht erhalten werden, da diese Steigerung der Athmung auch in mehreren Fällen bei solchen Lichtkartoffeln zu beobachten war, die nahezu gleichviel Feuchtigkeit enthielten, wie die correspondirenden Dunkelkartoffeln. (Vergl. die Tabelle unter 3, 4, 5 u. 6.)

Es sei hier ferner darauf hingewiesen, dass die bei Lichtzutritt in trockener Luft gekeimten Kartoffeln (vergl. Tabelle unter 2), trotzdem sie wasserärmer als die in feuchter Luft gekeimten Dunkelkartoffeln waren (vergl. Tabelle unter 3), dennoch stärker als diese letzteren athmeten. Ebenso ist auf keinen Fall die stärkere Athmung der Lichtknollen in alleinigen Zusammenhang mit ihrem Zuckergehalt zu bringen, denn derselbe war z. B. bei den stark athmenden Lichtknollen (vergl. Tabelle unter 2) ganz minimal, während die viel schwächer athmenden Dunkelkartoffeln (vergl. Tabelle 3) reichliche Zuckermengen enthielten.

Wir stehen auf dem Standpunkte, nach welchem jeder Athmung ein Eiweisszerfall vorausgeht; die stickstofffreien Zersetzungsproducte der lebendigen Eiweissmoleculé liefern erst das Material für die Athmung, und wenn die Beleuchtung die nachträglich constatirte Athmung steigerte, so kann diese Erscheinung ihren Grund nur in einer durch das Licht inducirten, beschleunigten Dissociation der lebendigen Eiweissmoleculé haben.

Es handelt sich also darum, ein näheres Verständniss für die oben angegebene Thatsache zu gewinnen, dass trotzdem der Gehalt der unter verschiedenen Umständen cultivirten Kartoffelknollen an Eiweissstickstoff der nämliche ist. Fassen wir zunächst die weissen und rothen Knollen ins Auge, welche in trockener Luft gekeimt hatten. Die Dunkelknollen enthalten stets weit mehr Zucker als die Lichtknollen, eine Thatsache, die nicht etwa auf einen verschiedenen Diastasegehalt der Untersuchungsobjecte zurückgeführt werden darf, da, wie wir unter 5 dieses Abschnitts gesehen haben, der Reichtum der Knollen an Ferment keine wesentlichen Differenzen aufwies.

Dagegen gelangen wir zu einem Verständniss sämmtlicher Erscheinungen, wenn wir von der Anschauung ausgehen, dass die

Lichtknollen deshalb zuckerarm waren, weil die Glucose in besonders grosser Menge zur Regeneration zerfallender Eiweissmoleküle verwandt worden ist. Man hat sich vorzustellen, dass der Zerfall der Eiweissstoffe im Licht viel lebhafter vor sich geht als im Dunkeln. Ist Zucker vorhanden, so tritt wenigstens eine theilweise Regeneration der lebendigen Eiweissmoleküle ein, sodass auch bei dem durch das Licht herbeigeführten beschleunigten Zerfall der Eiweissstoffe in den Lichtknollen die Quantität der regenerirten Körper ebensogross sein kann, wie diejenige in den Dunkelknollen. Die Zuckermenge in den Lichtknollen muss dabei aber natürlich herabgemindert werden.

Was die in feuchter Luft cultivirten Kartoffelknollen anbelangt (vergl. Tabelle unter 3 u. 4), so hat das Licht auch bei ihnen den Eiweisszerfall und die Athmung gesteigert. Dass hier aber die Lichtknollen mehr Zucker enthalten als die Dunkelknollen, ist Folge des höheren Diastasegehaltes der ersteren. Wir haben bereits unter 5 dieses Abschnitts auf den grösseren Fermentreichthum der in feuchter Luft gehaltenen Lichtknollen hingewiesen. Derselbe führte zu einer bedeutenden Zuckerbildung aus der Stärke und dieser Zucker reichte nicht nur aus, um die Regeneration einer grösseren Quantität zerfallender lebendiger Eiweissmoleküle zu bewerkstelligen, sondern er häufte sich sogar noch in den Knollen in erheblicher Menge an.

Aber nicht nur die Athmung der Pflanzen, sondern auch das Wachsthum steht in einem Zusammenhange mit den Processen des Zerfalls der lebendigen Eiweissmoleküle. Ein Theil derjenigen stickstofffreien Verbindungen, die sich bei der Dissociation bilden, wird nicht verathmet, sondern findet für den Process des Wachsthum's Verwendung.

Wir haben unter 1 dieses Abschnitts gesehen, dass die Triebe der Lichtknollen stets ein geringfügigeres Wachsthum als diejenigen der Dunkelknollen erkennen lassen, und somit müssen wir schliessen, dass das Licht nicht nur einen Einfluss auf den Zerfall der Eiweissmoleküle, sondern zugleich auch auf das fernere Verhalten der aus denselben hervorgehenden stickstofffreien Dissociationsproducte ausübt. Das Licht beeinflusst den Stoffwechsel in den Kartoffelknollen etwa in der gleichen Weise wie eine Temperatur, die höher liegt als das Temperaturoptimum für den Wachsthum'sprocess; jenseits dieses Optimums nimmt die Wachsthumsgeschwindigkeit ab, die

Athmungsenergie steigt aber noch. Ebenso erhöht das Licht die Kohlensäureproduction keimender Kartoffelknollen, beeinträchtigt aber das Wachsthum ihrer Triebe.

Schliesslich sei hier noch bemerkt, dass es ein gewisses Interesse hat, die Athmungsgrösse der ruhenden und gekeimten Knollen miteinander zu vergleichen. Dieser Vergleich kann aber nicht absolut genau durchgeführt werden, da ich es unterliess, den Trockensubstanzgehalt der ruhenden Kartoffeln zu ermitteln. Wir werden indessen keinen wesentlichen Fehler begehen, wenn wir denselben zu 25 % annehmen<sup>1)</sup> und in der That enthielten ja auch die in feuchter Luft gekeimten Knollen, welche unter solchen Umständen etwas Wasser aufgenommen haben werden, 23,2 % Trockensubstanz.

Legen wir für die ruhenden Knollen einen Wassergehalt von 75 % zu Grunde und berechnen danach die Athmungsgrösse auf 100 g Trockensubstanz und eine Stunde, so erhalten wir für die weissen Knollen 6,80 mg CO<sub>2</sub>. Die im Licht gekeimten Knollen haben demnach in allen Fällen eine bedeutend grössere Menge Kohlensäure producirt als die ruhenden Knollen. Nach der Keimung im Dunkeln athmete das Untersuchungsmaterial zum Theil sogar etwas schwächer als im nichtgekeimten Zustande.

### III. Bei welchen Wärmegraden ist das Temperaturoptimum und Temperaturmaximum für die normale Athmung verschiedener Pflanzentheile zu suchen?

Clausen<sup>2)</sup> hat in einer kürzlich erschienenen Arbeit die Literatur über die vorstehend aufgeworfene Frage zusammengestellt und durch Experimente nachgewiesen, dass das Temperaturoptimum für die normale Athmung der Keimpflanzen von *Lupinus* und *Triticum* sowie für diejenige der Blüthen von *Syringa* bei 40° C. liegt.

Es schien mir von Interesse, auch andere Untersuchungsobjecte in der bezeichneten Weise zu prüfen, um namentlich festzustellen, ob die Pflanzen denn wirklich allgemein bei 40° C. am lebhaftesten

1) E. Wolf giebt in seinen bekannten Tabellen den mittleren Trockensubstanzgehalt der Kartoffeln zu 25 % an.

2) Clausen, Beiträge. Landw. Jahrbücher 1890, Bd. 19, S. 893 ff.

athmen oder ob nach dieser Richtung hin, wie von vornherein zu erwarten war, Unterschiede im Verhalten verschiedener Pflanzenspecies bestehen.

Meine Versuche wurden nach der im II. Abschnitt unter 3 angegebenen Methode durchgeführt. Zur Aufnahme der Kartoffelknollen diente ein weithalsiges Gefäss, in dessen Kork, abgesehen von dem Thermometer und dem Gasableitungsrohre, das eine Ende eines Spiralarohres (Glasrohr) eingeführt war<sup>1)</sup>. Dieses Spiralarohr hatte den Zweck die Luft vorzuwärmen, bevor sie in den mit Pflanzen angefüllten Respiationsraum gelangte, welcher letzterer in ein grosses mit Wasser von hinreichend hoher Temperatur angefülltes Gefäss eintauchte, das vor dem Zutritt des Lichtes durch einen Umschlag von schwarzer Pappe geschützt war. Der luftdichte Verschluss konnte mittels geschmolzenen Paraffins oder Siegelacks erzielt werden.

Bei den Experimenten mit Keimpflanzen etc. benutzte ich den auch schon von Clausen angewandten Pflanzenbehälter. Die Geschwindigkeit des Luftstroms war immer derartig regulirt, dass in der Stunde den Apparat genau 3 l Luft durchströmten. Vor Beginn der Versuche leitete ich zwei Stunden, bei den Versuchen mit Kartoffeln drei Stunden lang Luft durch die Vorrichtung, ohne die Barytröhre einzuschalten.

Um die Knollen sicher ihrer ganzen Masse nach auf die gewünschte Temperatur zu bringen, wurden sie vor der Einführung in den Pflanzenbehälter einige Zeit lang in einem Trockenschranke bei derjenigen Temperatur vorgewärmt, welche bezüglich ihrer Wirkung auf die Athmung geprüft werden sollte. Auf eine sorgfältige Regulirung der Temperatur des Wassers, in welches der Pflanzenbehälter eintauchte, kam natürlich stets viel an.

Ebenso ist zu bemerken, dass zu jeder Versuchsreihe bei 35°, 40°, 45° etc. immer neues Pflanzenmaterial verwandt wurde und niemals Objecte, die z. B. bei 35° auf ihre Athmungsgrösse geprüft worden waren, noch zu Experimenten bei 40° Verwendung fanden.

In den folgenden Tabellen sind die Resultate der Untersuchungen zusammengestellt.

---

1) Das in den Pflanzenbehälter eingeführte Ende des Spiralarohres reichte bis fast auf den Boden desselben.

*Versuche mit Kartoffeln.*

Zu den Experimenten wurden möglichst gleichmässige Exemplare der weissen Biscuitkartoffel<sup>1)</sup> im durchschnittlichen Gewicht von 70 g ausgewählt. Zur Verwendung kamen bei jedem Versuche 10 Stück im Gewicht von genau 700 g.

Die sämtlichen Versuche sind einstündig; die angewandte Menge Barytwasser betrug jedesmal 75 ccm.

Temperatur Grad Celsius	In Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
		pro Stunde und 100 g frischer Sub- stanz in mg	im Mittel mg
+ 10	8,5 8,2 7,9	1,21 1,17 1,13	1,17
+ 20	15,7 15,2 15,8	2,24 2,17 2,25	2,22
+ 30	32,8 32,2 32,1	4,69 4,60 4,59	4,62
+ 35	54,7 55,0 55,3	7,81 7,85 7,90	7,85
+ 40	71,2 72,2 71,8	10,17 10,30 10,25	10,24
+ 45	86,4 85,2 85,1	12,34 12,17 12,15	12,22
+ 50	77,5 77,9 78,6	11,07 11,13 11,23	11,14
+ 55	72,6 71,7	10,37 10,24	10,30
+ 60	19,2 18,8	2,74 2,69	2,71

1) Diese Kartoffeln gehörten einer anderen Varietät an als jene, mit denen die im II. Abschnitt mitgetheilten Experimente angestellt worden sind.

Die Kartoffeln, welche zu Versuchen bei 45° und 50° C. auf ihre Athmungsgrösse geprüft wurden, zeigten nachträglich ein durchaus normales Aussehen. Bei den Experimenten von 50° trat jedoch ein eigenthümlich süsslicher Geruch im Respirationsgefäss auf, aus den Knollen war Zellsaft ausgetreten und dieselben waren an der ganzen Aussenfläche mit einer süsslich schmeckenden, klebrigen Flüssigkeit bedeckt. Nach einigen Tagen hatten die Knollen eine dunkelbraune Farbe angenommen, welche sich, wie beim Zerschneiden beobachtet werden konnte, durch das ganze Gewebe erstreckte.

Die Knollen, mit welchen bei 60° experimentirt worden war, liessen deutlich den Geruch nach gekochten Kartoffeln wahrnehmen und nahmen nach Verlauf einiger Tage, wie sich beim Zerschneiden ergab, eine tiefschwarze Färbung an.

#### *Versuche mit Vicia Faba.*

Zu den Versuchen dienten die in Sägspänen gekeimten, gut gereinigten Keimpflanzen von Vicia Faba in einem Alter von fünf Tagen. Zu dieser Zeit hatten dieselben eine Länge von 5—6 cm. Ein erheblicher Wasserverlust der Keimlinge konnte dadurch vermieden werden, dass mit dem Untersuchungsmaterial feuchte Glaswolle in den Apparat gelangte; diese Vorsichtsmassregel ist auch bei Benutzung anderer Keimpflanzen und Blüthen beobachtet worden.

Zeitdauer des Versuchs stets eine Stunde, angewandtes Barytwasser  
75 ccm

Temperatur Grad Celsius	In Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
		pro Stunde und 100 g frischer Sub- stanz mg CO <sub>2</sub>	im Mittel mg
+ 30	27,6	55,2	55,2
	27,6	55,2	
+ 35	40,10	80,2	78,72
	39,80	79,6	
	38,60	77,2	
	38,95	77,9	

Zeitdauer des Versuchs stets eine Stunde, angewandtes Barytwasser  
75 ccm

Temperatur Grad Celsius	In Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
		pro Stunde und 100 g frischer Sub- stanz mg CO <sub>2</sub>	im Mittel mg
+ 40	33,2	66,4	65,1
	32,7	65,4	
	32,35	64,7	
	31,95	63,9	
+ 45	29,15	58,3	57,8
	28,75	57,5	
+ 50	10,4	20,8	20,8
	10,4	20,8	

Die bei 40° und 45° zu den Experimenten benutzten Keimpflanzen zeigten ein vollständig normales Aussehen und wuchsen in Sägspläne zurückgelegt fort; die auf eine Temperatur von 45° gebrachten, allerdings viel langsamer als die ersteren, an welchen schon nach Verlauf von 24 Stunden ein Wachsthum der Stengel bemerkt werden konnte.

Die Keimlinge, welche bei 50° auf ihre Athmungsgrösse geprüft worden waren, erwiesen sich jedoch als abgestorben, der Turgor war geschwunden, die Wurzeln braun bis schwarz geworden und eingeschrumpft.

#### *Versuche mit Taraxacum officinale.*

Zu diesen Experimenten kamen die dicht unter der Insertion des Hüllkelchs abgeschnittenen Blüthenköpfe in Anwendung. Auf die Auswahl möglichst gleichmässig entwickelter, demselben Standort entnommener Exemplare musste sorgfältig geachtet werden. Da die Untersuchungsobjecte rasch welkten, konnten nie mehr als zwei Versuche mit demselben Material vorgenommen werden. In Anwendung kamen stets 40 g Substanz.

Zeitdauer der Versuche stets eine Stunde, angewandtes Barytwasser  
75 ccm

Temperatur Grad Celsius	In Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
		pro Stunde und 100 g frische Sub- stanz in mg	im Mittel mg
+ 30	{ 69,9 70,25	{ 174,77 175,62	} 175,19
+ 35	{ 78,3 78,65	{ 195,75 196,62	} 196,18
+ 40	{ 88,8 89,15	{ 222,00 222,92	} 222,46
+ 45	{ 82,8 82,25	{ 207,00 205,62	} 206,31
+ 50	{ 19,8 19,55	{ 49,5 48,8	} 49,15
+ 55	{ 10,2 10,0	{ 25,5 25,0	} 25,25

*Versuche mit Abies excelsa.*

Hierzu dienten die Mitte Juni abgeschnittenen jungen Triebe von *Abies excelsa*. Dieselben hatten eine Länge von 2—2½ cm. Die angewandte Substanz betrug 25 g; auch musste bei jeder Versuchsreihe das Material gewechselt werden.

Schon nach den Experimenten bei 45° zeigte sich das Material theilweise gebräunt. Die bei 50° benutzten Untersuchungsobjecte hatten ihre grüne Farbe vollständig verloren und erwiesen sich als abgestorben.

 Zeitdauer der Versuche stets eine Stunde, angewandtes Barytwasser  
75 ccm

Temperatur Grad Celsius	In Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
		pro Stunde und 100 g frische Sub- stanz in mg	im Mittel mg
+ 30	{ 46,35 46,15	{ 185,40 184,60	} 185,00



Zeitdauer der Versuche stets eine Stunde, angewandtes Barytwasser  
75 cem

Temperatur Grad Celsius	In Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
		pro Stunde und 100 g frische Sub- stanz in mg	im Mittel mg
+ 35	51,60	207,00	206,4
	51,75	206,40	
	51,45	205,80	
+ 40	49,35	197,40	198,4
	49,85	199,40	
+ 45	42,45	169,80	168,9
	42,00	168,00	
+ 50	8,40	33,60	33,3
	8,25	33,00	

Die Gesamtergebnisse der Experimente über den Einfluss höherer Temperaturen auf die Pflanzenathmung sind in der folgenden Tabelle übersichtlich zusammengestellt. In derselben sind überdies zum Vergleich die Werthe angegeben, zu denen Clausen<sup>1)</sup> gelangte, als er Keimlinge von *Lupinus luteus*, *Triticum vulgare* und Blüthen von *Syringa chinensis* auf ihre Athmung bei höheren Wärmegraden prüfte.

Pro Stunde und 100 g frischer Substanz							
Temperatur Grad Celsius	Kartoffel- knollen	Keimlinge von <i>Vicia Faba</i>	Blüthenköpfe von <i>Taraxacum</i>	Sprosse von <i>Abies excelsa</i>	Keimlinge von <i>Lupinus luteus</i>	Blüthen von <i>Syringa</i>	Keimlinge von <i>Triticum</i>
+ 30	4,62	55,2	175,19	185,00	85,00	108,00	100,76
+ 35	7,85	78,72	196,18	206,40	100,00	146,76	108,12
+ 40	10,24	65,10	222,43	198,40	115,90	176,10	109,90
+ 45	12,22	57,8	206,01	168,90	104,45	164,10	95,76
+ 50	11,14	20,8	49,18	33,30	46,20	152,80	63,90
+ 55	10,30	—	25,25	—	17,70	44,00	10,65
+ 60	2,71	—	—	—	—	—	—

1) Clausen, Beiträge. Landw. Jahrbücher 1890, Bd. 19, S. 900 f.

Ein Blick auf vorstehende Tabelle lehrt, dass das Temperatur-optimum für die normale Athmung der Blüthenköpfe von *Taraxacum* bei 40° C. liegt, ebenso wie für die Keimlinge von *Triticum* und *Lupinus* sowie für die Blüthen von *Syringa*.

Keineswegs erfolgt die Athmung aber in allen Fällen bei 40° am lebhaftesten, denn nach meinen Untersuchungen ist das Temperaturoptimum für die Sprosse von *Abies excelsa* und die Keimlinge von *Vicia Faba* bei 35°, für die Kartoffeln bei 45° zu suchen.

Wird die Temperatur über das Temperaturoptimum hinaus-gesteigert, so nimmt die Athmungsenergie, ohne dass die Pflanzen zunächst absterben, bis zum Temperaturmaximum langsam ab, um bei noch mehr gesteigerter Temperatur ein weiteres, sehr rapides Sinken zu erfahren.

Die Lage des Temperaturmaximums für die Athmung ist nach den vielfachen von mir gemachten Erfahrungen eben bei demjenigen Wärmegrade zu suchen, von welchem ab dieses rapide Sinken der Athmungsenergie und ein wenigstens theilweises Absterben der Zellen beginnt. Es liegt dieses Temperaturmaximum für die Keimlinge von *Lupinus*, *Triticum* und *Vicia*, für die Blüthenköpfe von *Taraxacum* und die Sprosse von *Abies* bei 45° C.; für die Blüthen von *Syringa* bei 50° und für die Kartoffelknollen bei 55° C.

#### IV. Vermögen Pflanzen noch bei Temperaturen unter 0° C. zu athmen?

Diese Frage hat bereits *Kreusler*<sup>1)</sup> bearbeitet. Er stellte Versuche mit Sprossen von *Rubus* und Blättern von *Phaseolus vulgaris*, *Ricinus communis* und *Prunus Laurocerasus* an, wobei er beobachtete, dass die Pflanzentheile bei Temperaturen unter 0° C. noch Kohlensäure abgaben.

Die constatirte Athmungsgrösse fiel aber in den Versuchen *Kreusler's* sehr gering aus, und aus diesem Grunde erschien es wünschenswerth, weitere Beobachtungen über den Einfluss niedriger Temperaturen auf die Pflanzenathmung durchzuführen.

---

1) *Kreusler*, Landw. Jahrbücher 1888, Bd. 17, S. 161 f.

Zu den Experimenten dienten die Keimlinge von *Lupinus luteus* und *Triticum vulgare* im Alter von 5—6 Tagen. Bei *Lupinus* betrug in diesem Alter die Länge der Wurzel 2—2½ cm, die Länge des hypokotylen Gliedes ca. 2 cm. Bei *Triticum* maassen die Würzelchen 3 cm, die Plumula war auf eine Länge von 3—4 cm hervorgewachsen.

Die Keimung erfolgte in feuchten Sägspänen bei einer Temperatur von 12—15° C. unter Abschluss des Lichtes. Die Reinigung wurde bei *Lupinus* mit Fliesspapier vorgenommen; die Keimlinge von *Triticum* mussten in einem Sieb mit weiten Löchern geschüttelt werden, wodurch die Beseitigung der Sägspäne in befriedigender Weise erzielt werden konnte.

Als Respiurationsraum diente dasselbe mit Schlangenrohr versehene Glasgefäss, welches auch bei den Experimenten, die im III. Abschnitt beschrieben sind, zur Anwendung gekommen war.

Benutzt wurden je 50 g Keimlinge. Dieselben umgaben im Respiurationsraume den cylindrischen Quecksilberbehälter des Thermometers. Der Pflanzenbehälter selbst stand in einem grossen Gefäss, welches mit erbsengrossen Eisstücken angefüllt war. Zur Erzielung der gewünschten niederen Temperatur wurden die Versuche in einem kalten Raume ausgeführt und auf die Oberfläche des Eises entsprechende Kochsalzmengen gestreut.

Vor jeder Versuchsreihe mussten natürlich auch hier, ohne eine Barytröhre einzuschalten, zwei Stunden Luft durch den Apparat geleitet werden.

Nach Abschluss der Experimente gelangten einige Keimlinge in feuchte Sägspäne zurück. Sie wuchsen dort bei gewöhnlicher Temperatur weiter, ein Beweis, dass sie durch die Wärmegrade unter 0° C. nicht getötet waren.

*Versuche mit Lupinus luteus*  
bei — 2° C.

Temperatur Grad Celsius	Zeitdauer des Versuchs	Stückzahl der Keimlinge	In 75 ccm Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
				pro Stunde und 100 g Substanz mg	im Mittel mg
— 2	2 Stunden	105	5,25	5,25	5,78
	"	101	5,45	5,45	

Temperatur Grad Celsius	Zeitdauer des Versuchs	Stückzahl der Keimlinge	In 75 ccm Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
				pro Stunde und 100 g Substanz mg	im Mittel mg
— 2	2 Stunden	100	5,75	5,75	5,78
	"	100	5,60	5,60	
	1 Stunde	104	3,15	6,30	
	"	104	3,00	6,00	
	"	100	3,18	6,36	
	"	101	2,80	5,60	

*Versuche mit Triticum vulgare*  
bei — 2° C.

Temperatur Grad Celsius	Zeitdauer des Versuchs	In 75 cm Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
			pro Stunde und 100 g Substanz mg	im Mittel mg
— 2	2 Stunden	7,75	7,75	7,96
	"	7,95	7,95	
	"	8,10	8,10	
	"	7,65	7,65	
	"	7,80	7,80	
	1 Stunde	4,10	4,10	
	"	4,35	4,35	
	"	3,85	3,85	
	"	3,90	3,90	

100 g Lupinenkeimlinge haben also bei — 2° C. pro Stunde im Mittel 5,78 mg Kohlensäure geliefert.

Nach Clausen<sup>1)</sup> produciren die Lupinenkeimlinge bei gleichen Entwicklungsstadien bei 0° C. 7,27 mg Kohlensäure pro 100 g.

Die Weizenkeimlinge haben bei — 2° C. auf 100 g und eine Stunde berechnet 7,96 mg Kohlensäure gegeben. Clausen<sup>1)</sup> fand für gleich entwickelte Untersuchungsobjecte bei 0° C. 10,14 mg Kohlensäure. Es findet also bei Temperaturen unter 0° C. noch unzweifelhaft Athmung der Keimpflanzen statt.

1) Clausen, Beiträge. Landw. Jahrbücher 1890, Bd. 19, S. 901.

Freilich sind die angegebenen Zahlen um ungefähr 1 mg zu hoch, wie die Berücksichtigung der Ergebnisse, die im II. Abschnitt über die Fehlerquellen der Untersuchungsmethode mitgeteilt worden sind, erkennen lässt. Ich habe diesen kleinen Fehler, wenn es sich um grössere, durch den Athmungsprocess erzeugte Mengen an Kohlensäure handelte, nicht in Betracht gezogen. Hier verdient er aber doch Beachtung, da bei Temperaturen unter 0° C. nur so geringfügige Kohlensäurequantitäten producirt werden.

### V. Welchen Einfluss üben Temperaturschwankungen auf die normale Athmung der Pflanzen aus?

In der Natur sind die Gewächse ununterbrochen kleineren oder grösseren Temperaturschwankungen ausgesetzt, weshalb es von Interesse ist festzustellen, welchen Einfluss dieselben auf den Verlauf des Athmungsprocesses ausüben. Zudem besitzt die bezügliche Frage, die überhaupt noch gar nicht behandelt worden ist, ein methodisches Interesse. Bei den Untersuchungen, welche der Ermittlung des Temperaturoptimums und -maximums gewidmet waren, habe ich, wie bereits im III. Abschnitt bemerkt wurde, zu den Experimenten bei höherer Temperatur stets neues Pflanzenmaterial verwendet. Es geschah dies deshalb, weil von vornherein zu vermuthen war, dass Pflanzentheile, die längere Zeit bei ziemlich hohen Wärmegraden verweilt hatten, dadurch gewisse Schädigung ihrer Lebensenergie erfahren konnten, und in der That ist diese Voraussetzung durch die folgende Beobachtung bestätigt.

Zu den Versuchen dienten die in Sägespänen bei einer Temperatur von 12—15° C. sowie Abschluss des Lichts gezogenen Keimlinge von *Lupinus luteus* und *Vicia Faba*. Die Untersuchungsmethode war dieselbe wie sie in den vorigen Abschnitten beschrieben wurde. Als Respirationsgefäss diente die gleiche Vorrichtung, die zu den Versuchen in Abschnitt IV Verwendung fand.

Der Gang der Experimente war im Allgemeinen ein derartiger, dass die Untersuchungsobjecte zunächst bei gewöhnlicher Temperatur auf ihre Athmungsgrösse geprüft wurden, um sie dann längere Zeit höheren Wärmegraden auszusetzen und schliesslich abermals bei gewöhnlicher Temperatur ihre Athmungsgrösse zu untersuchen.

Da die Experimente sich über eine lange Zeit ausdehnten, so war es von Wichtigkeit zu erfahren, ob sich während dieser Zeit keine Veränderungen der Athmungsgrösse aus inneren Ursachen geltend machte.

Für die Keimlinge von *Vicia Faba* ist es bekannt, dass dieselben bei beginnender Entwicklung langsam athmen, dann allmählich eine grössere Kohlensäuremenge liefern, deren Production fortan aber unter gleichbleibenden äusseren Bedingungen und für die Zeiteinheit nahezu constant bleibt.

In der That fand ich folgende Werthe, als ich die Athmungsgrösse der *Vicia*-Keimlinge, die sich in verschiedenen Stadien der Entwicklung befanden, feststellte:

Dauer der Versuche stets eine Stunde. Angewandte Menge Substanz 50 g = 10 Stück				
Temperatur Grad Celsius	Alter der Keimlinge	In 75 ccm Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	Kohlensäureabgabe	
			pro Stunde und 100 g Substanz mg	im Mittel mg
+ 15	1 Tag	4,05	8,10	8,00
		3,95	7,90	
	2 Tage	6,00	12,00	11,9
		6,00	12,00	
		5,85	11,70	
	3 Tage	7,05	14,10	14,23
		7,15	14,30	
		7,15	14,30	
	4 Tage	8,70	17,40	17,8
		9,00	18,00	
		9,00	18,00	
	5 Tage	8,95	17,90	18,2
		9,05	18,10	
		9,30	18,60	
	6 Tage	8,70	17,40	17,8
		9,00	18,00	
		9,00	18,00	

Bei den Versuchen mit Lupinenkeimlingen experimentirte ich mit sechs Tage altem Untersuchungsmaterial.

Zur Prüfung der Frage nach dem Einfluss innerer Ursachen auf die Kohlensäureproduction wurde mehrfach am Morgen des

sechsten Tages die Athmungsgrösse der Keimlinge bestimmt und diese Ermittlung am Abend wiederholt, nachdem die Pflanzen in der Zwischenzeit bei gewöhnlicher Zimmertemperatur verweilt hatten.

Angewandte Menge Substanz 50 g. Dauer jedes Versuchs eine Stunde. Temperatur + 20° C.					
am Morgen			am Abend		
In 75 cem Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	pro Stunde und 100 g CO <sub>2</sub> mg	im Mittel CO <sub>2</sub> mg	In 75 cem Barytwasser absorbirt mg CO <sub>2</sub>	pro Stunde und 100 g CO <sub>2</sub> mg	im Mittel CO <sub>2</sub> mg
1) 17,85 17,85	35,70 35,70	} 35,70	17,65 17,65	35,30 35,30	} 35,30
21,85 21,85	43,7 43,7		21,95 21,70	43,90 43,40	
		} 43,7			} 43,65

Was die Experimente über den Einfluss der Temperaturschwankungen selbst anbelangt, so verwandte ich zu denselben fünf Tage alte Vicia- und sechs Tage alte Lupinen-Keimlinge. Die Bestimmung der Kohlensäureproduction erfolgte zuerst bei 15 oder 20° C., dann wurde das Untersuchungsmaterial unter fortwährendem Durchleiten von Luft auf 30 resp. auf 42—43½° C. fünf resp. drei Stunden lang erwärmt, wieder auf 15 oder 20° C. abgekühlt und abermals bei dieser Temperatur auf seine Athmungsenergie geprüft.

Die Athmungsversuche begannen stets erst, nachdem zwei Stunden lang bei derjenigen Temperatur, bei welcher experimentirt werden sollte, Luft durch den Respirationsapparat geleitet worden war.

#### Versuche mit *Vicia Faba*.

Angewandte Menge: 20 Stück = 100 g				
vor dem Erwärmen			nach 5 stündigem Erwärmen auf + 30° C.	
Temperatur Grad Celsius	CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel pro Stunde mg	CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel pro Stunde mg
+ 15	{ 21,00 21,45	} 21,22	19,65	} 19,60
			19,50	

1) Diese Keimlinge waren nicht sechs, sondern vier Tage alt.

Angewandte Menge: 20 Stück = 100 g				
vor dem Erwärmen			nach 5 stündigem Erwärmen auf + 30° C.	
Temperatur Grad Celsius	CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel pro Stunde mg	CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel pro Stunde mg
+ 15	17,75	} 17,87	19,00	} 18,87
	18,00		18,75	
	17,7	} 17,7	18,08	} 18,51
	17,7		17,95	
	18,0	} 17,87	18,75	} 19,00
	17,75		19,25	
+ 20	22,2	} 22,27	22,20	} 22,27
	22,35		22,35	

a) Versuche mit *Lupinus luteus*.

Angewandte Menge: Substanz = 100 g				
vor dem Erwärmen			nach 5 stündigem Erwärmen auf + 30° C.	
Temperatur Grad Celsius	CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel pro Stunde mg	CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel pro Stunde mg
+ 15	34,85	} 34,85	34,65	} 34,55
	34,85		34,45	
+ 20	43,70	} 43,70	43,65	} 43,55
	43,70		43,45	

b) Versuche mit *Lupinus luteus*.

Angewandte Menge: Substanz = 100 g				
vor dem Erwärmen			nach 5 stündigem Erwärmen auf 42—45° C.	
Temperatur Grad Celsius	CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel pro Stunde mg	CO <sub>2</sub> pro Stunde und 100 g mg	CO <sub>2</sub> im Mittel pro Stunde mg
+ 15	34,6	} 34,75	23,4	} 23,3
	34,9		23,2	
+ 20	43,2	} 43,1	30,6	} 30,75
	43,0		30,9	



Die Resultate der Untersuchungen, die in diesem Abschnitt mitgetheilt worden sind, lassen sich, wie folgt, zusammenfassen:

1. Werden Keimlinge von *Vicia* oder *Lupinus* bei 15 oder 20° C. auf ihre Athmungsenergie geprüft, nun einige Stunden lang auf 30° erwärmt, um ihre Kohlensäureproduction dann abermals bei 15 oder 20° C. festzustellen, so findet man keinen Unterschied zwischen der Athmungsgrösse des Untersuchungsmaterials bei Beginn und bei Abschluss der Experimente. Die Temperaturschwankungen wirken nicht als Reizursache auf die Keimpflanzen ein.

2. Werden Lupinenkeimlinge vorübergehend auf 42—43,5° C. erwärmt, also einer Temperatur ausgesetzt, die etwas höher liegt als das Temperaturoptimum für die Athmung, so ergeben die Kohlensäurebestimmungen bei Abschluss der Versuche einen erheblich geringeren Werth als diejenigen bei Beginn derselben.

Temperaturen von 42—43,5° C. müssen also die Lebensenergie des Untersuchungsmaterials schwächen, eine Thatsache, die mit Rücksicht auf die Frage nach der Beeinflussung des Pflanzenlebens durch höhere Temperaturen überhaupt ein allgemeineres Interesse beansprucht.

---

Die Experimente zu vorliegender Abhandlung wurden im agrikulturchemischen Laboratorium der Universität Jena unter Leitung des Herrn Professor Detmer ausgeführt, für dessen zu jeder Zeit ertheilte freundliche Unterstützung ich auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank ausspreche.

---

# **Zur Kenntniss des Runzelschorfes und der ihm ähnlichen Pilze.**

Von

**Dr. Julius Müller** (Pommerswitz).

Mit Tafel XXVII—XXIX.

---

Unter dem Namen Runzelschorf versteht man bekanntlich eine auf verschiedenen Phanerogamen vorkommende schwarze Krustenbildung, welche durch Pilze aus der Gattung *Rhytisma* verursacht wird. Die Ausdrücke Runzelschorf und *Rhytisma* galten in der Pflanzenkrankheitslehre bisher als identisch; und demgemäss sind mit dem Fortschritte der Wissenschaft alle jene einen schwarzen Schorf bildenden Pilze aus diesem unter besagten Bezeichnungen zusammengefassten Abschnitte der Pathologie ausgeschieden worden, welche bei genauerer Untersuchung sich als nicht zur Gattung *Rhytisma* gehörig erwiesen haben. Da nun einige Autoren<sup>1)</sup> jene Benennungen nicht mehr als einander deckend gebrauchen, wird es nothwendig, sich über eine einheitliche Terminologie zu verständigen.

Vor die Wahl gestellt, entweder an der Eingangs erwähnten Definition des Runzelschorfes festzuhalten oder unter diesem Begriff auch alle ähnlichen, durch keine *Rhytisma*-Pilze verursachten Bildungen zu verstehen, wird man sich aus verschiedenen Gründen für Ersteres entscheiden müssen. Abgesehen davon, dass man eine allgemein gebräuchliche Bezeichnung nicht ohne zwingenden Grund abändern oder unter ihr etwas Anderes verstehen soll als das her-

---

1) So O. Kirchner: Die Krankheiten und Beschädigungen unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen etc., S. 132 u. A.

kömmlich darunter Zusammengefasste, sprechen in diesem Falle auch andere Momente für ihre Beibehaltung. Ist es auch eine Thatsache, dass sehr viele durch Pilze verursachte Pflanzenschorfe einander zum Verwechseln ähnlich sehen, dass der Laie sie für ein und dieselbe Krankheitserscheinung hält, so darf die Wissenschaft nach der gewonnenen anderen Erkenntniss, dass sehr verschiedene Pilze die Ursachen jener Erscheinung sein können, einer Verallgemeinerung des Begriffes Runzelschorf auf alle jene Krustenbildungen nicht zustimmen. Sie muss jene Krankheiten entschieden auseinanderhalten und darf unter Runzelschorf nur die *Rhytisma*-Pilze verstehen; dagegen für jene zwar ähnlichen, doch ihrer Veranlassung, ihrem Wesen und ihrer pathogenen Wirkung auf die Wirthspflanze nach durchaus anderen pilzlichen Parasiten und die durch sie hervorgerufenen pathologischen Erscheinungen andere Bezeichnungen einführen.

Beides ist in nachfolgender Arbeit geschehen. Es kommen in derselben die Schorfbildungen auf *Acer*- und *Salix*-Arten sowie diejenigen auf *Onobrychis sativa* und *Lathyrus tuberosus* zur Besprechung. Bevor jedoch die Ergebnisse dieser neuen Forschungen mitgetheilt werden, dürfte es zweckmässig sein, einen kurzen Ueberblick über die bisherigen Arbeiten und deren Resultate auf diesem Gebiete zu geben.

De Candolle<sup>1)</sup> unterscheidet 41 Arten der ursprünglichen Gattung *Xyloma*. Von diesen hatte Elias Fries<sup>2)</sup> 20 in die von ihm aufgestellte Gattung *Rhytisma* aufgenommen. Bei Tulasne<sup>3)</sup> ist diese Zahl wieder verringert. Fuckel<sup>4)</sup> beschreibt sechs, bezüglich acht Species und in der neuesten Bearbeitung der Rabenhorst'schen Kryptogamenflora durch Winter<sup>5)</sup> etc. sind sieben, bez. 10 *Rhytisma*-Pilze aufgeführt. Es sind dies die Arten:

1) De Candolle: *III<sup>me</sup> Mémoire sur les champignons parasites*. In: *Mémoires du muséum d'histoire naturelle par les professeurs de cet établissement*. Dédié au roi. Tome Troisième. A Paris 1817, p. 320—324.

2) Elias Fries: *Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae etc.*, Vol. II, Sectio I, Lundae 1822, p. 565—571.

3) Tulasne L. R. et C.: *Selecta fungorum Carpologia*, Vol. III, Parisii, p. 115 etc., c. ic.

4) Fuckel: *Symbolae mycologicae*, Wiesbaden 1869—1870, p. 264 etc.

5) L. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz, 2. Auflage, I. Pilze, Leipzig, III. Abtheilung bearbeitet von H. Rehm, 1887—1893, S. 82 f.

1. *Rhytisma iuncicolum* Rehm auf *Juncus Hostii* in den Hochalpen des Oetzthales.
2. *Rhytisma acerinum* (Pers.). Auf der Oberseite der Blätter von *Acer campestre*, *platanoides* und *Pseudoplatanus*. Weit verbreitet.
3. *Rhytisma punctatum* (Pers.). Auf den Blättern von *Acer Pseudoplatanus* in Mitteldeutschland.
4. *Rhytisma salicinum* (Pers.). Auf der Oberseite der Blätter der verschiedenen Weidenarten von der Ebene bis in die Hochalpen.
5. *Rhytisma Andromedae* (Pers.). Auf der Oberseite der Blätter von *Andromeda polifolia* in den Mooren Nord- und Süd-Deutschlands.
6. *Rhytisma Empetri* Fries. Auf der Oberseite der Blättchen, seltener an den Zweigen von *Empetrum nigrum* im Hochgebirge.
7. *Rhytisma Urticae* (Walld.). An den Stengeln von *Urtica dioica*.

Ferner die „ganz zweifelhaften Arten“:

8. *Rhytisma Pedicularis* (DC.). An Blättern von *Pedicularis incarnata* und *Bartsia alpina* am Mont Cenis.
9. *Rhytisma nervale* (Alb. et Schwein.). Auf der unteren Seite abgeworfener Blätter von Birken und Erlen.
10. *Rhytisma Cotini* Ces. (Klotzsch, Herb. myc. 1953). Auf Blättern von *Rhus Cotinus* bei Brixen in Südtirol.

Diesen ist, wie nachfolgende Untersuchungen darthun, fortan als neue, ganz sicher feststehende Species

*Rhytisma symmetricum*, auf beiden Seiten von *Salix purpurea* in Ober-Schlesien,  
hinzuzufügen.

Was nun die dem Runzelschorf ähnlichen Pilze betrifft, die im Nachstehenden zur Besprechung gelangen, so ist der eine auf *Acer Pseudoplatanus* vorkommende bisher noch ganz unbekannt gewesen und der andere, auf *Lathyrus tuberosus* und *Onobrychis sativa* sich vorfindende, bis Saccardo<sup>1)</sup> ihn als *Placosphaeria Onobrychidis*

---

1) P. A. Saccardo: *Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum*, Patavii 1882—1892, III, p. 244 n. 245.

beschrieb, stets, so beispielsweise von Frank <sup>1)</sup> und Sorauer <sup>2)</sup> u. A., als *Rhytisma Onobrychidis* aufgeführt worden. Er war bisher nur in der Spermogonienbildung bekannt, ist aber, wie gezeigt werden wird, gleich dem vorher auf *Acer Pseudoplatanus* erwähnten, ein Pilz, welcher einer eigenen Gattung angehört.

Ausser diesen neu aufgeführten Arten und Gattungen berichtet die Arbeit über einige neue Beobachtungen der schon bekannten Pilze, bestätigt frühere Angaben über dieselben oder stellt solche richtig und theilt das bisher über den Entwicklungsgang jener neuen Parasiten Erforschte mit. Dies geschieht in der Reihenfolge, dass zuerst die Schorfbildungen der *Acer*-, dann die der *Salix*-Arten und endlich diejenigen auf *Lathyrus tuberosus* und *Onobrychis sativa* besprochen werden.

### A. Die Schorfbildungen auf *Acer*-Arten.

#### a) Der Ahorn-Runzelschorf. *Rhytisma acerinum* Pers.

Die verschiedenen Ahornarten werden von einem *Rhytisma* be-  
wohnt, dessen Stroma sich auf der Oberseite der Blätter in so ver-  
schiedener Zahl, Ausdehnung und Gestalt entfaltet (und zwar abge-  
sehen von dem als besondere Art nun sicher gestellten *Rhytisma*  
*punctatum* (Pers.) Rehm), dass schon ältere Forscher wiederholt die  
Vermuthung ausgesprochen haben, wir könnten es in allen den ver-  
schiedenen Fällen gleichfalls mit besonderen species desselben genus  
zu thun haben.

Nun erweisen sich die äusseren Befunde allerdings sehr ver-  
schieden. Bald sind die pechschwarzen Flecken nur zu einigen  
wenigen, höchstens vier, vorhanden und dann von beträchtlicher  
Grösse und kreisrundem Umfange, einen Durchmesser von 2 cm er-  
reichend. Diese mögen als Typus No. 1 bezeichnet werden (Taf. XXIX,  
Fig. 9). Bald sind die Flecken, bezw. Krusten oder Schorfe, durch-  
gehends nur 8 mm von Durchmesser und ebenfalls kreisrund (Typus

1) A. B. Frank: Die Krankheiten der Pflanzen, Breslau 1880, S. 553.

2) P. Sorauer: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. II. Theil: Die para-  
sitären Krankheiten, Berlin 1886, 2. Aufl., S. 308.

No. 2); bald wieder nur 1—2 mm im Durchmesser (Typus No. 3); und endlich kommen sie als gänzlich unregelmässige, oft zusammen verschmelzende Flecken und Fleckchen in grosser Zahl und fast die ganze Blattfläche einnehmend vor (Typus No. 4).

Haben wir es nun in allen diesen Fällen mit besonderen Arten zu thun? Gefördert wird die Vermuthung noch besonders durch den Umstand, dass alle vier aufgestellten Typen dort, wo sie sich vorfinden, ausschliesslich anzutreffen sind, d. h. dass sie stets an einen bestimmten Bezirk gebunden erscheinen. So wurde Typus No. 1 vor etwa 10 Jahren im Parke zu Schwetzingen bei Heidelberg in Baden auf allen Ahornbäumen der Hauptallee, und zwar nur in der beschriebenen Form, angetroffen, und im vorigen Jahre erhielt Verfasser durch die Liebenswürdigkeit der Gartenverwaltung zu Schwetzingen den Pilz, und zwar genau in der Zahl, Ausdehnung und Gestalt wieder, wie er damals sich gezeigt hatte. Der Typus No. 2 stammt aus Gräfenberg in Oesterreich-Schlesien, und zwar von den Bäumen der Promenadenallee daselbst; No. 3 aus der Umgegend von Würbenthal in Oesterreich-Schlesien und No. 4 von einem anderen Standorte in Gräfenberg, welcher von ersterem nur etwa 1000 Schritt entfernt ist.

Bereits Fuckel<sup>1)</sup> hatte hinsichtlich dieses Pilzes bemerkt: „Aendert sehr ab in Form und Grösse, so dass eine genauere Untersuchung wohl mehrere Arten ergeben wird“. Um dies festzustellen, war es nothwendig nicht nur, wie viele Autoren es bisher gethan hatten und aus Mangel an verschieden befallenem frischem Material an Ahornblättern nicht anders thun konnten, nämlich nur die Pyknidenbildungen, die Spermogonien, einer Vergleichung zu unterziehen oder die Apothecien verschiedener, doch unbekannter Herkunft auf ihre Unterschiede zu prüfen, sondern eine genaue Untersuchung der aus den verschiedenen erwähnten Typen sich bildenden Ascusfrüchte vorzunehmen.

Zu diesem Zweck wurde im Herbst vorigen Jahres Material vom Typus No. 1, No. 2 und No. 4 ausgelegt. Solches von Typus No. 3 war frisch nicht zu beschaffen. Im Juni dieses Jahres waren die Schläuche reif und die Untersuchung ergab folgendes Resultat:

Die Ausdehnung der Apothecienlager aller drei Typen zeigte

1) a. a. O.

- keinen besonders auffallenden Unterschied. Dagegen nahm die Länge der Sporenschläuche von No. 1 bis No. 4 stufenweise ab. Das Stroma aber zwischen der Hymenialschicht und der Blattsubstanz nahm in seiner senkrecht zur Blattfläche gerichteten Ausdehnung von No. 1 bis No. 4 successive zu, so dass die Fruchtlager von No. 2 und No. 4 weiter von der Blattfläche entfernt waren als diejenigen von No. 1 u. s. w. Die Sporen verhielten sich den Schläuchen analog. Jedoch alle diese Grössenunterschiede würden meines Erachtens noch keine etwa vorzunehmende spezifische Absonderung rechtfertigen, da sie selbst zu geringer Art sind.

Wie erklärt sich nun aber der sonstige, so grosse Unterschied hinsichtlich der Zahl, Grösse und des Umfanges der Krustenbildungen? Wie kommt es, dass die erwähnten Typen meist an bestimmte Bezirke ihrer Nährpflanzen gebunden sind? Vielleicht lässt sich in Folgendem eine Antwort darauf geben:

Je höher das Laub von der Erde, also dem Heerde der Infection, entfernt ist, um so weniger Sporen werden vom Luftzug an die Blattfläche getragen, um so kräftiger aber wird sich auch jede einzelne inficirte Stelle zum Stroma entwickeln können. Dieser Erklärungsversuch steht mit den vom Verfasser gemachten Beobachtungen vollkommen im Einklange, dass alle Ahornbäume die Typen No. 1 und No. 2, dagegen alle Ahornsträucher diejenigen von No. 3 und No. 4 aufweisen. Die sehr hohen Ahornbäume des Parks zu Schwetzingen unterscheiden sich wieder hinsichtlich der Grösse etc. der Stromata wahrscheinlich aus dem Grunde von den gleichnamigen Bildungen auf den Ahornbäumen der Gräfenberger Promenade, weil das Laubdach der letzteren dem Erdboden viel näher liegt, also einer reichlicheren Infection ausgesetzt ist, als es bei jenen Bäumen der Fall ist. Da das *Rhytisma punctatum* (Pers.) Rehm die erwähnten Unterschiede hinsichtlich der Grösse der Krustenbildung und der Sporen und Schläuche in besonders auffallender Weise zeigt, ist mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, dass es seinen phylogenetischen Ursprung aus dem *Rhytisma acerinum* genommen hat und wahrscheinlich noch nimmt. Wie man jedoch über diese Erklärungsversuche denken mag, jedenfalls haben die angestellten Beobachtungen als feststehend ergeben, dass wir innerhalb des *Rhytisma acerinum*, so weit die Untersuchung reicht, es wohl mit stufenweisen Abänderungen, Varietäten, wenn man will, nicht aber, wie Fuckel u. A.

vermutheten, mit besonderen Arten zu thun haben, dass also nach dem gegenwärtigen Stande der Forschung nur die schon vor langer Zeit aufgeführten beiden Species: 1. *Rhytisma acerinum* und 2. *Rhytisma punctatum* Geltung haben. Ueber letzteren Pilz kann leider nicht berichtet werden. Der Entwicklungsgang des ersteren ist zum grossen Theil bekannt. Da jedoch gerade in den neueren Angaben darüber einige nicht ganz zutreffende Bemerkungen zu finden sind, dürfte es nicht überflüssig sein, darauf unter Verwerthung der neu gewonnenen Beobachtungen noch einmal in Kürze einzugehen.

Die Sporen dieses Discomyceten (Taf. XXIX, Fig. 7), die Erhalter und Wiedererzeuger desselben, sind cylindrisch-stäbchenförmig bis  $80\ \mu$  lang,  $1,35\text{--}2,7\ \mu$  breit, am Ende gerade oder abgerundet, an der Basis zugespitzt. Bei normaler Entwicklung des Apotheciums und der Schläuche sind sie gerade. In destillirtem Wasser tritt der differenzirte protoplasmatische Inhalt deutlich hervor und bei längerem Aufenthalt in diesem Medium schwellen sie an, mehrere sehr zarte Scheidewände und in der Richtung der Längsachse der Spore verlängerte Keimporen werden bald mehr, bald weniger deutlich sichtbar, bis dann, gewöhnlich schon nach 8—10 Stunden, die Keimung eintritt. Dieselbe erfolgt in der Weise, dass, gemäss des verbreiterten Keimporus, an breiter Insertionsstelle ein bisweilen sich bald theilender kurzer Keimschlauch auswächst, der an den Enden mitunter keulig anschwillt. Gleichzeitig mit dem Austreiben des Keimschlauches bekommt die Spore an der keimenden Stelle ein Knie, an dessen convexer Seite sich dann stets der Schlauch befindet (Taf. XXIX, Fig. 7). Eine Sporidienbildung, wie bei *Rhytisma Andromedae*, konnte aber in Uebereinstimmung mit den auch sonst durchaus zutreffenden Beobachtungen B. Meyer's<sup>1)</sup> nicht constatirt werden.

Ueber die Frage, wie die Sporen ejaculirt werden und auf die Blattfläche gelangen, sowie über ihre Beschaffenheit selbst ist in neuerer Zeit nicht immer Zutreffendes berichtet worden. Nachdem de Bary in seinem noch heute in jeder Beziehung muster-gültigen morphologischen und biologischen Werke über die Pilze<sup>2)</sup> etc.

1) B. Meyer (Riga): Untersuchungen über die Entwicklung einiger parasitischer Pilze bei saprophytischer Ernährung. In: Landwirthschaftliche Jahrbücher etc., Bd. 17, Berlin 1888, S. 915—945.

2) A. de Bary: Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Myceto-zoen und Bakterien, Leipzig 1864, S. 98, § 24.



die kurze Bemerkung gemacht hatte, dass die Ejaculationskraft der Sporen eine sehr schwache ist, etwa nur einige Millimeter weit wirkt, glaubte Klebahn<sup>1)</sup> noch weitere Beobachtungen mittheilen zu müssen, welche als durchaus der Thatsachen entbehrend dastehen. Darnach sollen die Sporen von einer Gallerthülle umgeben sein und so, durch den Wind gehoben, auf den Blättern festgeklebt werden. Nun ist aber von einer Gallerthülle, wie sie sich beispielsweise bei den Sporen von *Rhytisma Andromedae* und *Lophodermium laricinum* sehr schön ausgeprägt vorfindet, gar nichts, auch nicht bei den im Folgenden beschriebenen anderen *Rhytisma*-Arten, zu sehen. Einen anderen Irrthum, dass die Sporen im Frühjahr ejaculirt werden, hatte Klebahn später richtig gestellt. Ersterer hat sich aber inzwischen in eines der neuesten mykologischen Werke<sup>2)</sup> eingeschlichen und verdient hier deshalb ausdrücklich berichtigt zu werden.

Die Sporen gelangen, auf welche Weise sei dahingestellt, auf die Blätter und erzeugen hier den Pilz von Neuem. Etwa zwei bis drei Wochen nach der Infection zeigen sich auf der Oberseite gelbe Flecken in besonders auffallender Weise, denen bald schwarze, sich stetig vergrößernde kleine Krusten folgen, in denen sich die Spermogonien entwickeln. Die Krustenbildung findet derartig statt, dass zuerst eine punktirte, bisweilen eine linienförmig parallele Schwärzung eintritt, die an einzelnen zerstreuten Stellen sich allmählich zu dem späteren schwarzen Schorfe zu verdichten beginnt (Taf. XXIX, Fig. 8).

Die Spermogonien entwickeln sich zwischen Cuticula und Epidermis, welche also unterhalb des Stromas liegen bleibt; doch erfüllen sich einzelne Zellen der letzteren schon jetzt mit dichtem Mycel und schwärzen sich in ihren Membranen. An einzelnen Stellen nehmen diese Mycelanhäufungen an Umfang zu, verflechten sich pseudoparenchymatisch und erweitern sich auf diese Weise zu den Apothecienlagern, wie sie sich im Herbst, schon dem blossen Auge sichtbar, in den bekannten lirellenförmigen und kreisartigen Linien

1) H. Klebahn: Beobachtung über die Sporenentleerung des Abornanzschorfs, *Rhytisma acerinum* Fr. In: *Hedwigia*, Organ für Kryptogamenkunde etc., 1888, S. 305—306 und 1888, Heft 11/12.

2) F. von Tavel: Vergleichende Morphologie der Pilze, Jena 1892, S. 98. Die ganze Diagnose der Gattung *Rhytisma* enthält hier mehrere Unrichtigkeiten.

zu erkennen geben (Taf. XXIX, Fig. 9). Ausserdem bietet der Pilz zu dieser Zeit, je nach Standort und Wirth, die bezeichneten Typen dar. Den Winter über verharrt er in diesem Zustande, indem sich höchstens noch die Blattunterseite der befallenen Stelle, sofern dies nicht schon im Herbst geschehen ist, schwärzt und so die ganze sklerotienartige Bildung vollständig einschliesst. Die Blattsubstanz bleibt jedoch in ihren Zellen stets deutlich erkennbar.

Mit Anbruch der gelinderen Jahreszeit entfaltet der Pilz auch wieder neues Leben. Die Apothecien schwellen, durch das Wachsthum der schon im Herbst in dünner Schicht angelegten Paraphysen veranlasst, nicht unerheblich an, kleine Mycelenden schieben sich, erst in geringer Zahl, bald aber reichlicher, zwischen sie ein, erweitern sich frühzeitig zu Schläuchen und entwickeln in deren Innerem acht fadenförmige Sporen, deren Gestalt, Grösse, Keimfähigkeit etc. bereits besprochen wurde.

### b) Der falsche Runzelschorf.

*Discomycopsis rhytismoides* n. g. et n. sp.

Tafel XXVII.

Gleichzeitig mit dem *Rhytisma acerinum* tritt in den schlesischen Sudeten, besonders dem Altvatergebirge, eine andere parasitäre Pflanzenkrankheit auf, welche makroskopisch von jenem Pilz nicht zu unterscheiden ist, bei einer mikroskopischen Prüfung aber sich als eine noch unbekannte Bildung erweist, die nach ihrer allgemein mykologischen und daher auch systematischen Seite noch sehr der Aufklärung bedarf, wenn auch einige wichtige Momente in dieser Arbeit bereits festgestellt werden konnten. Dieser Parasit wurde wegen der Aehnlichkeit, die derselbe in seinem ganzen Auftreten mit den Discomyceten, besonders mit der Gattung *Rhytisma*, hat, mit dem Namen *Discomycopsis rhytismoides* oder „Falscher Runzelschorf“ belegt, was nach Analogie von „Falschem Mehlthau“ etc. wohl statthaft ist.

Folgendes kann über den Entwicklungsgang des Pilzes berichtet werden. Nach der Infection, die etwa zu gleicher Zeit (also Ende Juni oder Anfang Juli) wie die durch *Rhytisma acerinum* verursachte stattfindet, zeigt die Oberseite der Blätter von *Acer*

*Pseudoplatanus* mehrere, bald grössere, bald kleinere Flecken von hellem Untergrunde und schwärzlich-brauner Sprenkelung. Sie erreichen schon in diesem Stadium bisweilen einen Durchmesser von 1—2 und mehr Centimeter, sind aber meist nur 2—3 mm weit ausgedehnt und von rundlicher oder langgezogener Gestalt, deren Begrenzung schwach ausgebuchtet erscheint. Innerhalb des Mesophylls der erkrankten Blattmasse finden sich nur sehr vereinzelt Mycelfäden; stärker sind dieselben zwischen Epidermis und Cuticula entwickelt und hier bildet sich bald, vornehmlich von der Mitte dieser Flecken aus, die intensivere Schwarzfärbung, die sich äusserlich in nichts von der durch *Rhytisma acerinum*, namentlich von Typus 4 verursachten unterscheidet. Erst das mikroskopische Bild dieser Schwärzungen, wie es Taf. XXIX, Fig. 10 gegeben ist, bringt die erforderliche Aufklärung. Hier erblickt man statt der mehr punktierten Schwärzung ein ziemlich gleichartiges Netz einer solchen, dessen Untergrund auch mehr gelblich erscheint, als es dort der Fall ist. Aber den besten Aufschluss gewährt ein Querschnitt durch eine solche auf der Blattoberseite befindliche Inkrustirung. Hier sieht man, dass zwischen Cuticula und Epidermis sich ein dichtes Pilzgeflecht zu einem Stroma entwickelt hat, dessen Zellen sich in der unteren Hälfte bräunen. Die obere wird in diesem Stadium durch eine etwa wieder die Hälfte einnehmende Schicht gebildet, deren äusserer Theil schwarz-braune Färbung zeigt, während der innere, also etwa den vierten Theil der ganzen Krustenbildung tragende Kern ungefärbt erscheint. Diese Kernschicht nun vergrössert sich bis zum Herbst um etwa die Hälfte (Taf. XXVII, Fig. 2). Erschienen ihre Zellen, sowie die der ganzen Bildung, in dem bisherigen Zustande pseudoparenchymatisch, so haben sie sich nun in der Richtung senkrecht zur Blattoberfläche verlängert, und zur Zeit des Laubfalles bieten sie, wenn man davon absieht, dass ihre Enden nicht zugespitzt sind, einen mehr pseudoprosenchymatischen Anblick dar. Die weisse Markschrift nimmt jetzt etwa die gleiche Stärke wie die dunkel gefärbte Grundschrift ein. Jede Zelle ist reich an farblosem Oel und enthält 1—2 kleine, stark lichtbrechende Körperchen. Den Winter über grenzen sich diese Lager farbloser Zellen zu kleineren Fruchtbehältern ab, indem Partien derselben sich bräunen und ihren Inhalt, wie etwa die Korkzellen, verlieren (Taf. XXVII, Fig. 3). Später öffnen sich jene Behälter am Scheitel, die einander

parallelen septirten Hyphen neigen sich in der Nähe der Oeffnung einander zu, so dass bisweilen ein fast sphärischer Körper zu Stande kommt. Endlich färben sich einige dieser Fäden gelblichbraun und theilen sich gänzlich durch sehr verschieden gerichtete Scheidewände in mehrere Partien (Taf. XXVII, Fig. 4 Sp), von denen die grösseren sich abrunden und zu länglichen, häufiger jedoch isodiametrischen Sporen heranwachsen (Taf. XXVII, Fig. 5 Sp).

Diese nun sind in ihrem Jugendzustande fast farblos und von einer dünnen Membran umgeben (Taf. XXVII, Fig. 7), dann differenzirt sich das Epi- und Endosporium in etwa gleich starker Lage, letzteres vergrössert sich, schichtet sich nochmals und lässt nun Keimporen erkennen, während das sich bisweilen auch noch verbreiternde Epispor am Rande dunkler braun färbt. Ein Theil dieser Färbung kommt jedoch meist auf Rechnung der zwischen den Sporen übrig gebliebenen Pilzfäden, welche sich oft zu einem vollständigen schwarzbraunen Gitter ausbilden, in dem dann die einzelnen Sporen vertheilt sind, und das zu der Täuschung Veranlassung geben kann, dass die Sporen gestielt sind, was nicht der Fall ist (Taf. XXVII, Fig. 6 u. 7).

Eine Keimung dieser sehr dickwandigen Sporen konnte nicht erzielt werden, obgleich häufigere Versuche angestellt wurden. Aus dem bisher über diesen Pilz Erforschten wird ersichtlich sein, dass über seine systematische Stellung zur Zeit etwas Bestimmtes nicht gesagt werden kann. Auf Grund seines ganzen Habitus und seiner Lebensweise wäre er zu den Discomyceten zu rechnen. Von diesen unterscheidet ihn aber der Mangel der Schlauchbildung. Mit den Ustilagineen theilt er die Art der Sporenbildung, unterscheidet sich aber wiederum von ihnen durch seine Schorfbildung. Die Keimung kann noch keinen Aufschluss geben, und es erscheint ausserdem auch nicht ausgeschlossen, dass noch andere als die beschriebenen Fruchtbehälter bei nochmaliger genauer Untersuchung gefunden werden. Einige Anzeichen scheinen sogar dafür zu sprechen. Dass gleichzeitig mit der Sporenbildung auch Spermogonien in den schwarzen Krusten auftraten, ist für die Systematik nicht von Belang, soll aber hier nicht unerwähnt bleiben. Bis alle diese Fragen nicht gelöst sind, bleibt die Stellung der *Discomycopsis rhytismoides* im natürlichen System zweifelhaft.

Augenblicklich lässt sich, noch einmal zusammengefasst, folgende

Differentialdiagnose gegenüber dem echten Runzelschorf aufstellen: Stroma auf der Oberseite der Blätter, später auch auf den Blattstielen und Rippen der Unterseite von *Acer Pseudoplatanus* vorhanden. Auf der Oberseite verschieden gestaltete, buchtig begrenzte bis 2 cm und mehr lange, pechschwarze Schorfe bildend, welche im Schnitt parallel zur Blattoberfläche netzartig erscheinen und oberhalb der von der Cuticula getrennten Epidermiszellen ihr Wachstum entfalten. Innerlich werden im zeitigen Sommer des nächsten Jahres Sporen in verschieden gestalteten Fruchtlagern intercalär gebildet. Dieselben sind im reifen Zustande gebräunt, meist isodiametrisch und bis  $27\ \mu$  dick, bisweilen mehr oblong oder in die Länge gezogen und dann  $19\text{--}35\ \mu$  lang und  $17\text{--}25\ \mu$  breit. Spermogonien zu gleicher Zeit mit den Sporen im Stroma vorhanden. —

In pathologischer Hinsicht kommt der Falsche Runzelschorf durch seine immerhin grosse Verbreitung und auch hinsichtlich seiner pathogenen Wirkung dem Echten Runzelschorf ziemlich gleich, wenn auch nicht in Abrede gestellt werden kann, dass die pathologische Veränderung der Mesophyllzellen denen jenes Pilzes nicht gleichkommt. Dafür aber dürfte er ihn durch seine das Blatt bisweilen fast ganz einnehmende Ausdehnung in seiner schädlichen Wirkung bezüglich der gestörten Assimilationsthätigkeit übertreffen. (Fig. 1.)

Die Prophylaxis ist auch nicht mit Sicherheit zu geben, da noch andere Entwicklungsstadien des Pilzes denkbar, ja wahrscheinlich sind.

## B. Die Schorfbildungen auf *Salix*-Arten.

### a) Der Weidenrunzelschorf. *Rhytisma salicinum* (Pers.) Rehm.

Viel weniger untersucht und bekannt, wohl auch, weil er nicht so häufig vorkommt, ist der Weidenrunzelschorf. Wohl werden und wurden auch hier mehrere Arten genannt oder vermuthet, ohne eine bestimmte, entscheidende Diagnose derselben geben zu können. H. Rehm<sup>1)</sup> glaubt an der alleinigen Art *Rhytisma salicinum* festhalten zu müssen und nach seiner Kenntniss des Materials wohl auch mit Recht. Denn die vom Verfasser weiter unten noch erwähnte

1) a. a. O.

*Species Rhytisma symmetricum*, ihrer Eigenart nach bisher allen Mykologen unbekannt, dürfte auch ihm gänzlich neu sein. Das sonst etwa noch in Betracht kommende *Rhytisma maximum* Fries an lebenden Zweigen der Salixarten ist kein *Rhytisma*. —

Als Material für die Untersuchung des *Rhytisma salicinum* konnte nur solches von einem Standorte verwendet werden. Es wurde im Herbst vorigen Jahres an dem Abhange der Hochschar, nach Freiwaldau hin, also im Altvatergebirge auf *Salix silesiaca* Willd. gesammelt. Der Befund der hinsichtlich der einzelnen Pflanze ziemlich reichlich befallenen Blätter der niedrigen Weidensträucher war am 10. October folgender (Taf. XXVIII, Fig. 1). Auf der Oberseite befanden sich ein bis zwei sehr stark (bis 5 mm) erhöhte, verschieden gestaltete, meist langgezogene, den Nerven folgende, ausgelappte, pechschwarze, glänzende Schorfe. Dieselben erreichten eine Länge von 1,5 cm und eine Breite von 8 mm und waren auf den verschiedensten Stellen der Blattoberseite, bald am Rande, in der Mitte, an der Spitze, auf der rechten und linken Seite zu gleicher Zeit u. s. w. zu finden; niemals aber, und das sei hier besonders hervorgehoben, kamen sie auf der Blattunterseite vor. Dieselbe erschien hier an den correspondirenden Stellen schon jetzt geschwärzt, während dies bei *Rhytisma acerinum* gewöhnlich erst im Winter der Fall ist. Bei näherer Betrachtung der Oberfläche besagter Schorfe erkennt auch das unbewaffnete Auge je nach der Grösse derselben zu mehr oder weniger und nach dem Grade der Ausbildung, bezw. Entwicklung deutlicher oder nicht etwa 1 mm grosse erhabene Kreislinien, welche sich bisweilen in die Länge ziehen, doch nie die lirellenförmige Gestalt der gleichartigen Bildungen von *Rhytisma acerinum* annehmen (Taf. XXVIII, Fig. 1). Es sind diese Kreise bekanntlich die Anlagen der Apothecien. Auf einem Querschnitte durch das Blatt und diesen Schorf erhält man folgendes Bild (Taf. XXVIII, Fig. 2):

Ueber der Blattmasse erhebt sich ein sklerotiumartiger Körper in einer Stärke, die etwa der 16- bis 20fachen des Blattquerschnittes gleichkommt. In die Bildung desselben sind die Epidermiszellen des oberen Blattgewebes mit eingetreten, ja in demselben vollständig aufgegangen. Da jedoch das Mesophyll selbst sklerotienartig von Pilzhypphen durchsetzt ist, so dass nur noch die Umrisse der Zellen undeutlich sichtbar sind und die etwa den 30. Theil des

Gebildes ausmachende Schwärzung des Randes desselben sich auch durch das Blattgewebe auf die Epidermis und die angrenzenden Parteen der Blattunterseite fortsetzt, kann man diesen ganzen Körper als einen einheitlichen auffassen, der sich von einem Sklerotium kaum unterscheidet. In dem oberen Theile desselben befinden sich nun die Anlagen der Apothecien in Form halbkreisartiger oder langgezogener Lager von schüsselförmiger Gestalt. Sie nehmen mit der Rindenschicht etwa nur den 3.—4. Theil, und da diese über ihnen sehr stark ist, nach deren Abzug etwa nur den 6.—7., also einen sehr geringen, Theil des Sklerotiums ein. Hierin unterscheidet sich dieses, wie auch das nächstfolgende Rhytisma gleichfalls von dem Ahornrunzelschorf, bei dem die subhymeniale Sklerotiumschicht eine viel geringere ist.

Nach einer Ruhepause im Winter entstehen ganz wie bei Rhytisma acerinum die Schläuche und Sporen (Taf. XXVIII, Fig. 4). Letztere sind gleichfalls Ende Juni oder Anfang Juli reif. Die Keimung ist derjenigen jener Sporen sehr ähnlich, doch trat sie in zu geringem Grade auf, um eingehender über sie berichten zu können. Die Paraphysen sind an den Enden um diese Zeit sehr oft keulig angeschwollen und dann hier 4—5  $\mu$  stark, mit reichlichem protoplasmatischem Inhalt versehen und besonders im unteren Theile sehr schwach septirt. Die Schläuche ejaculiren die Sporen, in dem sie die ganze obere Kappe, wie bei Rhytisma acerinum abwerfen. Die gleichfalls, wie die Paraphysen, doch weniger deutlich als diese septirten Sporen liegen in den Schläuchen entweder gerade oder um die Längsachse gewunden. Sie selbst sind dem entsprechend entweder gerade oder gewunden.

#### b) Der Runzelschorf der Purpurweide.

*Rhytisma symmetricum* n. sp.

Taf. XXVIII, Fig. 6—9.

In dem zu den Vorbergen des Altvatergebirges gehörigen Hügellande Oberschlesiens, durch welches das zum Oderstrome gehörige kleine Flüsschen Hotzenplotz fließt, findet man auf einem kleinen Gebiete an den mit den verschiedensten Weidenarten besetzten Ufern jenes Flüsschens nicht weit von dem Dorfe Pommerswitz im Leobschützer Kreise den in der Ueberschrift bezeichneten Pilz. Er

bewohnt daselbst die Blätter von *Salix purpurea*. Aber obgleich sein Wohnbezirk nur ein beschränkter zu sein scheint, wurde er vom Verfasser seit vielen Jahren doch stets gesehen und des öfteren auch gesammelt. Es ist diese *Rhytisma*-Krankheit somit auf jenen Purpurweiden eine endemische.

Betrachtet man einen solchen vom Pilze befallenen Strauch der Purpurweide, so erscheinen die dem Beschauer zugekehrten Blätter (Taf. XXVIII, Fig. 6) der Oberseite von pechschwarzen, glänzenden, kleinen polsterförmigen Krusten bald mehr, bald weniger stark besetzt. Diese Pilzbildungen sind von sehr verschiedener Gestalt, meist rundlich und am Rande ausgebuchtet, doch auch länglich und überhaupt ganz unregelmässig. Oft kommen sie in grosser Menge, bis zu 60 und mehr über das Blatt zerstreut vor und sind dann klein von  $1\frac{1}{2}$ , 2 bis 3 mm Durchmesser oder sie treten zu wenigen auf; dann sind sie grösser, überschreiten jedoch auch hier nicht den Querdurchmesser von 3 und den Längsdurchmesser von 5 mm. Sind diese Schorfe hinsichtlich der Zahl ihres Auftretens und ihrer Grösse von denen des *Rhytisma salicinum* schon verschieden, was aber, wie wir bei *Rhytisma acerinum* gesehen haben, in spezifischer Hinsicht noch nichts bedeuten will, so kommt hier doch noch ein bedeutenderer Umstand hinzu, der den Pilz sogleich und zwar ohne jedes eingehendere Studium schon makroskopisch als besondere Art charakterisirt, ein Moment, das bisher von den verschiedenen Autoren, welche über *Rhytisma* geschrieben haben, noch nie erwähnt worden ist, nämlich die Symmetrie der Schorfbildung auf beiden Blattseiten. Alle Mykologen von de Candolle bis zu Rehm sprechen immer ausdrücklich von der auf der Oberseite der *Salix*-Arten vorkommenden *Rhytisma*-Art, bezüglich den -Arten. Dass aber, wie bei dem *Rhytisma symmetricum* einer jeden Krustenbildung der Blattoberseite genau eine eben solche correspondirende Bildung der Unterseite entspricht, und zwar genau in Grösse und Umfang, dies findet sich noch nirgends erwähnt. Infolge dieser Symmetrie steht aber auch der Pilz einzig in der ganzen Gattung da.

Ein Querschnitt durch die mit einem solchen Schorf besetzte Stelle des Blattes veranschaulicht diese Erscheinung noch besser (Taf. XXVIII, Fig. 7). In der Mitte liegt die in ihren Zellen, bis auf die im Stroma aufgegangenen der Epidermis beider Blattseiten, noch deutlich erkennbare, stark gebräunte Blattsubstanz und über



und unter derselben jenes beim *Rhytisma salicinum* beschriebene sklerotiumartige Gebilde mit den schüsselförmigen Apothecien am Rande desselben und der Schwärzung des letzteren. Dieselbe zieht sich von der Oberseite continuirlich durch die Blattmasse nach der Bildung der Unterseite, so dass auch hier ein kapselartiges Sklerotium entsteht, durch welches das Mesophyll des Blattes mitten hindurchgeht und es in fast symmetrische Hälften theilt. Unsymmetrisch ist nur der Verlauf der Apothecien, der sich auch hier schon im Herbst, und zwar in Form eines Kreises, einer stecknadelkopffartigen Erhebung oder auch einer geraden oder etwas gekrümmten Linie bemerkbar macht.

Entwicklung und Reifezeit der Apothecien (Taf. XXVIII, Fig. 8 und 9) stimmen mit denen der beiden vorher erwähnten *Rhytisma*-Species im Grossen überein. Die Sporen werden jedoch aus den Schläuchen nur durch Abwerfung des obersten platten Stückes, nicht des ganzen Kegels ejaculirt (Taf. XXVIII, Fig. 9). Die Paraphysen zeigen an der Spitze nur eine ganz kurze bis  $2\ \mu$  breite knopfartige Anschwellung oder sind vollständig fadenförmig. Sporen und Schläuche sind länger als die der vorigen Art und das ganze Fruchtlager tiefer als dort.

Die Diagnose des *Rhytisma symmetricum* lautet demnach:

Schorfe auf beiden Blattseiten einander entsprechend, pechschwarz und glänzend, von höchstens 5 mm Ausdehnung, meist kleiner doch kaum unter 1,5 mm und dann zu 60 und mehr auf einem Blatte. — Apothecien auf beiden Blattseiten in Ringen, knopfartigen Erhebungen und geraden oder etwas gebogenen Linien in das Stroma eingewachsen. Schläuche oben stumpf zugespitzt, sich nur mit der stumpfen Fläche öffnend, 8sporig, 135—162  $\mu$  lang, 12—19  $\mu$  breit. Sporen fadenförmig, unten zugespitzt, oben breit, oft in der Mitte am meisten angeschwollen bis 108  $\mu$ , bisweilen auch nur 30  $\mu$  lang. Paraphysen oben nur ganz kurz und wenig, etwa 2  $\mu$  knopfartig erweitert.

Mit den vier erwähnten *Rhytisma*-Species wäre nun nach unserer heutigen Kenntniss das abgeschlossen, was man unter dem Ahorn- und Weidenrunzelschorf zu verstehen hat, ihnen gesellt sich dann noch als bisher unbekannte Krankheit der bereits besprochene „Falsche Runzelschorf“ hinzu.

### C. Die Schorfbildung auf *Onobrychis sativa* und *Lathyrus tuberosus*.

(Taf. XXIX, Fig. 1—6.)

Was hat man unter der Schorfbildung zu verstehen, die auf der Esparsette und der als Unkraut bekannten knollentragenden Platterbse vorkommt. Sie findet sich auf diesen Papilionaceen im Sommer und zwar auf beiden Blattseiten einander entsprechend. Die Spermogonien, welche auf diesen bald mehr bald weniger grossen, krustenartigen schwarzen Flecken zu dieser Zeit sich vorfinden, werden schon von den älteren Mykologen beschrieben, und seitdem führte dieser Pilz den Namen *Rhytisma Onobrychidis* DC. bis Saccardo<sup>1)</sup> ihn unter die Sphaerioideen als *Placosphaeria Onobrychidis* aufnahm. Unter diesem Namen wird er nun auch in dem neuesten phytopathologischen Buche von Kirchner aufgeführt, doch sind daselbst die Angaben Saccardo's nicht richtig wiedergegeben<sup>2)</sup>. So lange die für die Systematik weniger wichtigen Spermogonien allein bekannt waren, musste die nach ihnen bestimmte Stellung des Pilzes im System als eine provisorische gelten. In dieser Arbeit kann nun eingehend über die Perithezien berichtet werden, welche sich am abgefallenen Laube entwickeln. Darnach würde der Parasit mit der Gattung *Phyllachora* nahe verwandt sein; unterscheidet sich aber von ihr wesentlich durch die Art der Spermogonien, die Stellung der Asci und die Form und Oeffnungsart des Peritheciums. Man ist daher genöthigt, diesem Pilz einen besonderen Gattungsnamen, als welchen ich *Diachora*, Doppelschorf, gewählt habe, zu geben. —

#### Der Doppelschorf. *Diachora Onobrychidis* (DC.) n. g.

(Taf. XXIX, Fig. 1—6.)

Die Entwicklung dieses die Esparsette bisweilen schädigenden, häufiger jedoch wohl auf *Lathyrus tuberosus* sich vorfindenden Pilzes geht auf letzterer Pflanze folgendermaassen vor sich.

Schon im Sommer zeigen sich auf der Ober- und Unterseite der Blätter schwarzbraune Färbungen (die jedenfalls auf die Infection

1) a. a. O., Bd. 3, S. 244 u. 245.

2) Derselbe spricht nicht von Fruchtkörpern, Sporen und deren Stiel, sondern nur von sporulis, in caudam filiformem productis.

der Ende Mai oder Anfang Juni vollständig entwickelten Ascosporen zurückzuführen sind), auf denen sich bald, gleichfalls beiderseits die Spermogonien entwickeln. Ein Schnitt parallel zur Blattoberfläche zeigt den Unterschied in der Färbung im Vergleich zu *Rhytisma* und *Discomycopsis* in diesem Stadium (Taf. XXIX, Fig. 4). Auf hellbraunem Grunde sieht man hier dunkle, Schriftzeichen vergleichbare, nicht immer zusammenhängende Linien gewunden und in verschiedener Stärke verlaufen, so dass eine solche den Anblick eines von einem Grundstrich allmählich sich verjüngenden und wieder verdickenden Zeichens erhält.

Während nun das Mesophyll pseudoparenchymatisch von einem dichten Geflecht reichlich Oeltropfen führender Fäden bis auf die Fibrovasalstränge durchzogen wird, bräunen sich die gleichfalls von Pilzmycel erfüllten Epidermiszellen beider Seiten im ganzen Umfange des Stromas (Taf. XXIX, Fig. 1). An einzelnen Stellen wird diese Mycelbildung innerhalb der Epidermiszellen besonders lebhaft; es erhebt sich aus diesem Lager ein Hymenium, welches seine Sterigmen senkrecht gegen die Aussenseite der Epidermis richtet. Endlich wird diese gesprengt und an den Sterigmen schnüren sich die mit einem langen schwanzartigen Fortsatz versehenen Spermastien in grosser Zahl ab. Es sei hier darauf hingewiesen, dass die sonst ihrem ersten Anscheinen nach mit den gleichartigen Bildungen von *Rhytisma acerinum* leicht zu verwechselnden Spermogonien sich nicht nur durch die Form der Spermastien, welche hier spindelförmig und mit dem erwähnten Fortsatze versehen sind, (Taf. XXIX, Fig. 6) unterscheidet, sondern auch durch die Entstehungsweise, welche hier, wie dort die der Apothecien, innerhalb der Epidermiszellen vor sich geht, während sich die Spermogonien von *Rhytisma acerinum* zwischen Cuticula und Epidermis entwickeln.

Gleichzeitig mit der Reife der Spermogonienlager zeigen sich innerhalb der Blattmasse, wie es bei *Polystigma rubrum* Herbst gleichfalls, jedoch selten so frühzeitig beobachtet, besonders dichte knäuelartige Anhäufungen von Mycelfäden, die die Zellen an dieser Stelle ganz durchdringen und resorbieren. Es sind diese Bildungen die Lager der erst im nächsten Jahre entwickelten Ascosporen. (Taf. XXIX, Fig. 5.)

Diese stellen nun im Gegensatz zu den Lagerzellen von *Rhytisma* (Taf. XXIX, Fig. 1) ein sphärisches, nach den B

ein Sphäroid dar, das auf dem Blattquerschnitt als Ellipse erscheint. Dieses Sphäroid ist besonders nach den abgeplatteten Seiten hin mit Mycelfäden ausgekleidet, welche ebenso wie die Paraphysen und Schläuche ihren Ursprung nicht an einer den Blattflächen zugekehrten Seite, sondern in der Zone haben, die der grössten Ausdehnung des Späroids entspricht. Später entstehen durch die dichten Fäden der abgeplatteten Seiten des Körpers röhrenförmige Oeffnungen, die von oben gesehen beinahe rund erscheinen. Bald sind sie an beiden Seiten desselben Peritheciums, bald nur an einer Seite sichtbar. Die Asci erscheinen demnach auf dem Schnitt parallel zur Blattoberfläche als ein Kranz, dessen äussere Begrenzung durch die Ansatzstellen derselben und dessen Innenseite durch die Spitzen derselben gebildet ist; auf dem Querschnitte des Blattes aber als büschelartige einander diametral entgegengesetzte Lager. Sie enthalten (Taf. XXIX, Fig. 5) acht einzellige fast hyaline ovale Sporen, welche in ihnen meist reihenweise, zuweilen in der oberen Hälfte mehr angehäuft liegen. Dies ist zum Schlusse die Diagnose des Pilzes:

Krustenbildung meist oval in einer Ausdehnung von 8—12 zu 3—5 mm. Peritheciien ein Sphäroid darstellend, das im Längsdurchmesser bis 337  $\mu$ , im kürzeren aber bis 270  $\mu$  misst. Die Schläuche als Scheibe in der Zone der grössten Ausdehnung entstanden sind 76—97  $\mu$  lang; 6,5—10  $\mu$  breit, die ovalen Sporen 12—16  $\mu$  lang, 6,5—8  $\mu$  breit; die Paraphysen, äusserst dünn, fadenförmig, bisweilen um  $\frac{1}{4}$  länger als die Schläuche. — Die Spermogonienlager bisweilen ziemlich ausgedehnt. Spermation 5,5 bis 11  $\mu$  lang und bis 2  $\mu$  breit. Der Schwanzfortsatz beträgt 16—28  $\mu$  Länge.

Somit wäre die bisherige Untersuchung über alle diese Pilze hiermit zunächst abgeschlossen. Sie soll aber damit keineswegs beendet sein. Vieles ist noch nicht nur hinsichtlich des Falschen Runzelschorfes, sondern auch der Rhytisma-Pilze klar zu stellen, was vielleicht einer späteren Arbeit vorbehalten bleibt. —

Es erübrigt mir nur noch dem Leiter des unten verzeichneten Institutes, Herrn Professor Dr. Holdefleiss, für die Bereitwilligkeit, mit der er allen meinen Wünschen entgegenkam, hiermit meinen Dank abzustatten.

Breslau: Landwirthschaftliches Institut  
der Königlichen Universität.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXVII.

#### *Discomycopsis rhytismoides.*

Fig. 1. Blatt von *Acer Pseudoplatanus*, fast natürliche Grösse, mit dem Pilz, wie er im Herbst sich darbietet.

Fig. 2. Blattquerschnitt durch einen schwarzen Schorf, gleichfalls vom Herbst. F = Anlagen des Fruchtlagers.

Fig. 3. Blattquerschnitt etc., aber vom Frühjahr.

Fig. 4. Blattquerschnitt etc. Ende Mai. Sp = Anfänge der Sporenbildung.

Fig. 5. Blattquerschnitt etc. Zur Zeit der Reife. Sp = Sporen. Anfang Juli.

Fig. 6. Ein Sporenlager vergrössert. Anfang Juli.

Fig. 7. Einzelne Sporen. Von a—f die Entwicklung darstellend. Anfang Juli.

Fig. 8. Schnitt parallel zur Oberfläche in verschiedener Stärke. Sp = Sporen. F = leeres Fruchtlager. Anfang Juli.

### Tafel XXVIII.

#### Fig. 1—5. *Rhytisma salicinum.*

Fig. 1. Blätter von *Salix silesiaca*, fast natürliche Grösse, mit dem Pilz. Vom Herbst. Hellgrau gehalten, um die kreisartigen Perithecieen zu zeigen.

Fig. 2. Querschnitt durch das Blatt und eine solche Bildung. Ap = Anlage der Apothecien. Vom Herbst.

Fig. 3. Ein unreifes Apothecium im Querschnitt. Nur die Paraphysen ausgebildet. Vom Herbst.

Fig. 4. Paraphysen = P, Schläuche = S und Sporen = Sp aus einem reifen Apothecium. Ende Juni.

Fig. 5. Reife Apothecien, wenig vergrössert. Dieselben liegen zwischen der tellerförmig abspringenden Rinde des Pilzes. Anfang Juli. Hell gehalten.

#### Fig. 6—9. *Rhytisma symmetricum.*

Fig. 6. Zweig von *Salix purpurea*, fast natürliche Grösse, mit dem Pilz. Vom Herbst. Ein Blatt von der Unterseite gesehen.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Blatt und zwei Schorfe. Ap = Anlage der Apothecien. Herbst.

Fig. 8. Ein fast reifes Apothecium mit Paraphysen und Schläuchen. Anfang Juni.

Fig. 9. Paraphysen = P, Schläuche = S, Sporen = Sp und entleerte Schläuche = ES aus einem reifen Apothecium. Ende Juni.

Tafel XXIX.

Fig. 1—6. *Diachora Onobrychidis*.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Blatt von *Lathyrus tuberosus*. Sp = Spermogonien. S = Spermation. St = Stroma. P = Anlage des Peritheciums. Sommer.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Blatt von *Lathyrus tuberosus*. P = Perithecie. As = Schläuche. Sp = Stellen der alten Spermogonien. Frühjahr.

Fig. 3. Schnitt, parallel zur Oberfläche des Blattes durch ein Stroma, in verschiedener Stärke. P = Perithecie. R = Rindenschicht des Pilzes. Frühjahr.

Fig. 4. Schnitt, parallel zur Blattfläche durch eine sich schwärzende Stelle. Sommer.

Fig. 5. Schläuche und Sporen eines reifen Peritheciums. Frühjahr.

Fig. 6. Einzelne Spermation. Sommer.

Fig. 7. Sporen = Sp, Schläuche = S, ejaculirte Schläuche = ES und Paraphysen = P von *Rhytisma acerinum*. Die Sporen zum Theil in der Keimung.

Fig. 8. Schnitt parallel zur Blattfläche durch eine sich schwärzende Stelle von *Rhytisma acerinum*. Sommer.

Fig. 9. *Rhytisma acerinum*. Schorfe und Anlage der Perithecie vom Herbst. Fast natürliche Grösse. Hell gehalten.

Fig. 10. *Discomycopsis rhytismoides*. Schnitt parallel zur Blattfläche durch eine sich schwärzende Stelle. Sommer.

---



# Inhalt

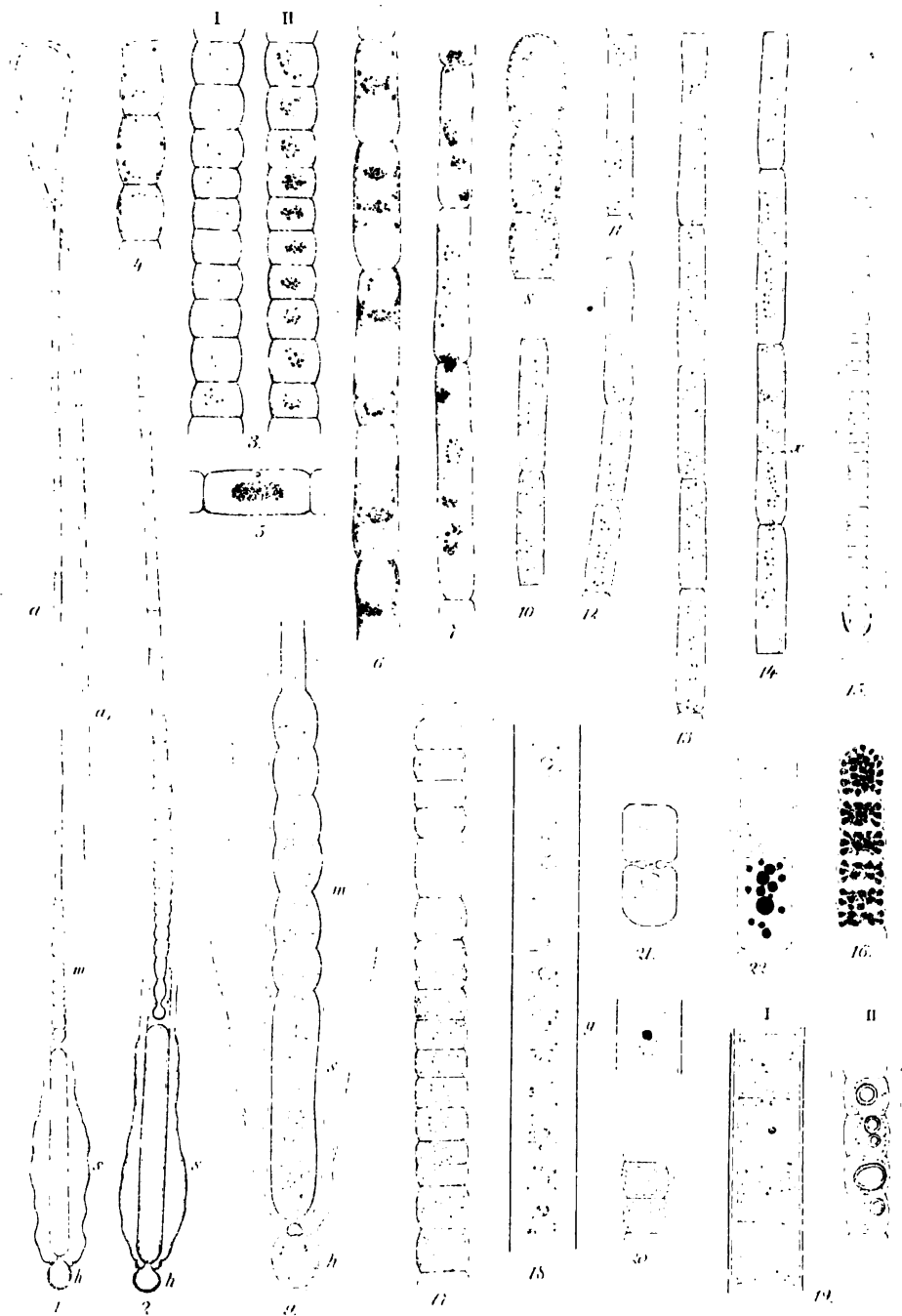
## des vorliegenden 4. Heftes, Band XXV.

---

	Seite
<b>E. Palla.</b> Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts.	
Mit Tafel XXIV und XXV . . . . .	511
I. Abschnitt . . . . .	511
II. Abschnitt . . . . .	518
Gloeotrichia Pisum . . . . .	519
Tolypothrix lanata . . . . .	540
Sphaerozyga oscillarioides . . . . .	544
Anabaena Azollae . . . . .	546
Nostoc humifusum . . . . .	546
Oscillaria . . . . .	547
Lyngbya papyrina . . . . .	552
Chroococcus turgidus . . . . .	552
Gloeocapsa sp. . . . .	553
Gonidien von Peltigera canina . . . . .	553
III. Abschnitt . . . . .	553
Figuren-Erklärung . . . . .	560
 <b>Ernst Ziegenbein.</b> Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen sowie anderer Pflanzen. Mit Tafel XXVI .	563
I. Macht sich ein Eiweisszerfall im Protoplasma der Pflanze bei Ausschluss des freien atmosphärischen Sauerstoffs geltend? . . . .	564
Stickstoffgehalt von Lupinus luteus . . . . .	571
II. Welchen Einfluss üben die Beleuchtungsverhältnisse auf den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen aus? . . . .	572
1. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf das Wachsthum der Triebe keimender Kartoffelknollen . . . . .	572
2. Der Trockensubstanzgehalt gekeimter Kartoffelknollen . . . .	575
1. In trockener Luft gekeimte Kartoffeln . . . . .	575
2. In feuchter Luft gekeimte Kartoffeln . . . . .	576
3. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Athmung keimender Kartoffelknollen . . . . .	577



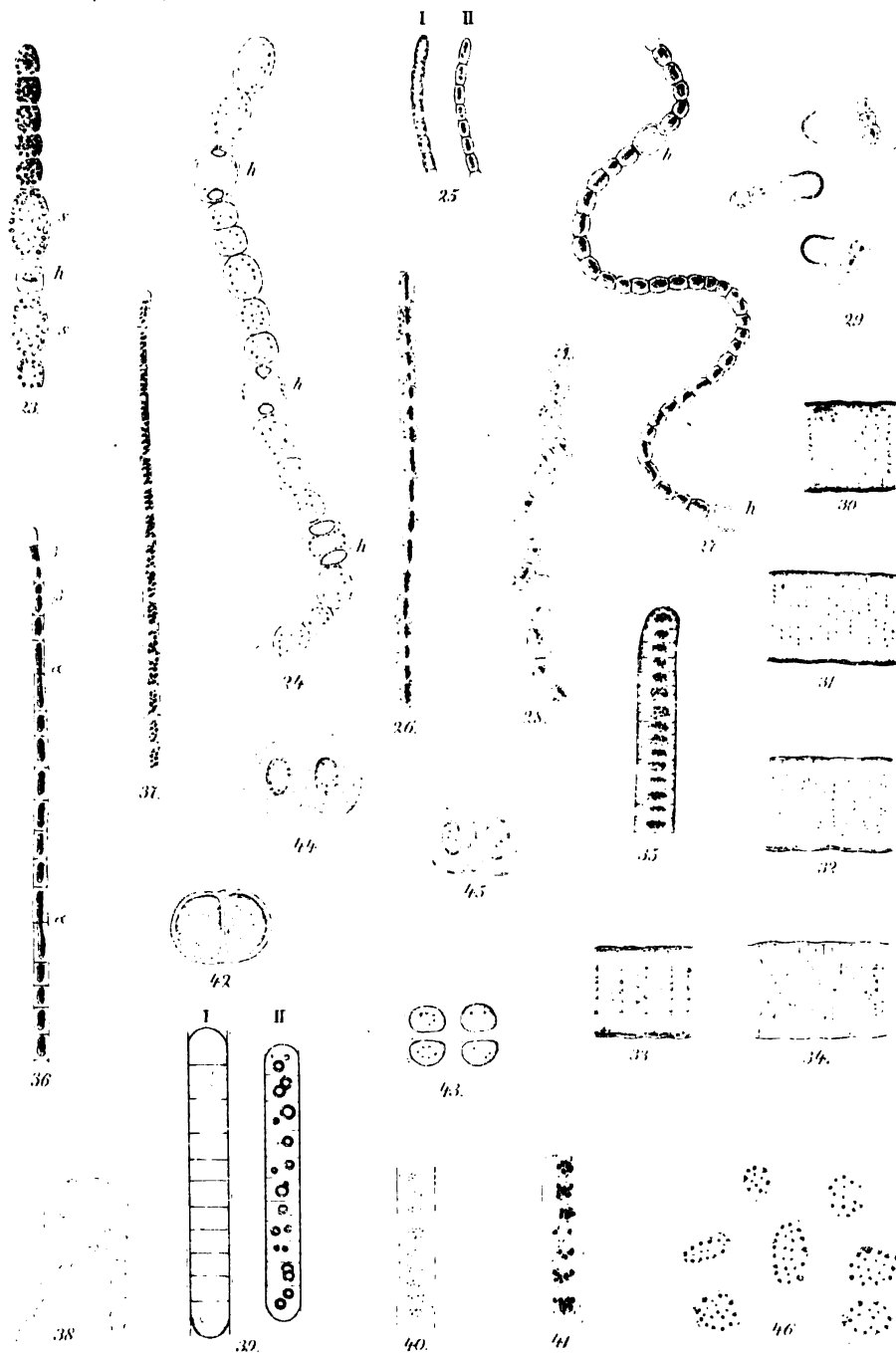
	<b>Sah</b>
4. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Zuckerbildung in keimenden Kartoffelknollen . . . . .	583
Zuckergehalt ruhender Kartoffelknollen . . . . .	584
Zuckergehalt gekeimter Kartoffelknollen . . . . .	585
5. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf die Diastasebildung in keimenden Kartoffelknollen . . . . .	585
6. Der Einfluss der Beleuchtungsverhältnisse auf den Eiweissumsatz in keimenden Kartoffelknollen . . . . .	587
7. Zusammenstellung der Resultate . . . . .	588
8. Schlussfolgerungen . . . . .	589
III. Bei welchen Wärmegraden ist das Temperaturoptimum und Temperaturmaximum für die normale Athmung verschiedener Pflanzentheile zu suchen? . . . . .	593
Versuche mit Kartoffeln . . . . .	594
Versuche mit <i>Vicia Faba</i> . . . . .	595
Versuche mit <i>Taraxacum officinale</i> . . . . .	596
Versuche mit <i>Abies excelsa</i> . . . . .	597
IV. Vermögen Pflanzen noch bei Temperaturen unter 0° C. zu athmen? . . . . .	599
Versuche mit <i>Lupinus luteus</i> . . . . .	600
Versuche mit <i>Triticum vulgare</i> . . . . .	601
V. Welchen Einfluss üben Temperaturschwankungen auf die normale Athmung der Pflanzen aus? . . . . .	602
Versuche mit <i>Vicia Faba</i> . . . . .	604
a) Versuche mit <i>Lupinus luteus</i> . . . . .	605
b) Versuche mit <i>Lupinus luteus</i> . . . . .	605
<b>Dr. Julius Müller.</b> Zur Kenntniss des Runzelschorfes und der ihm ähnlichen Pilze. Mit Tafel XXVII—XXIX . . . . .	607
A. Die Schorfbildungen auf <i>Acer</i> -Arten . . . . .	610
a) Der Ahorn-Runzelschorf. <i>Rhytisma acerinum</i> Pers. . . . .	610
b) Der falsche Runzelschorf. <i>Discomycopsis rhytismoides</i> n. g. et n. sp. . . . .	615
B. Die Schorfbildungen auf <i>Salix</i> -Arten . . . . .	618
a) Der Weidenrunzelschorf. <i>Rhytisma salicinum</i> (Pers.) Rehm . . . . .	618
b) Der Runzelschorf der Purpurweide. <i>Rhytisma symmetricum</i> n. sp. . . . .	620
C. Die Schorfbildung auf <i>Onobrychis sativa</i> und <i>Lathyrus tuberosus</i> . . . . .	623
Der Doppelschorf. <i>Diachora Onobrychidis</i> (DC.) n. g. . . . .	623
Erklärung der Abbildungen . . . . .	626



*E. Polland nat. det.*

*Clom. det.*

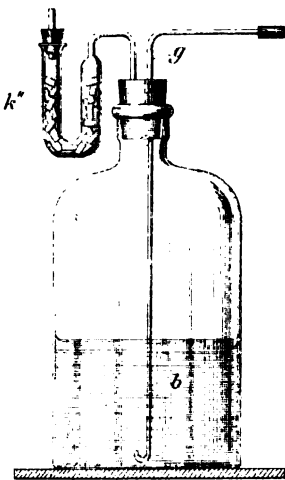




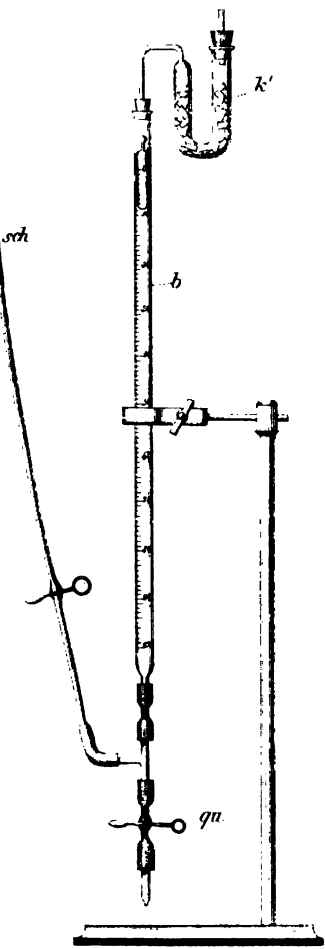
E. Palla ad nat. del.

C. Lauer lith.

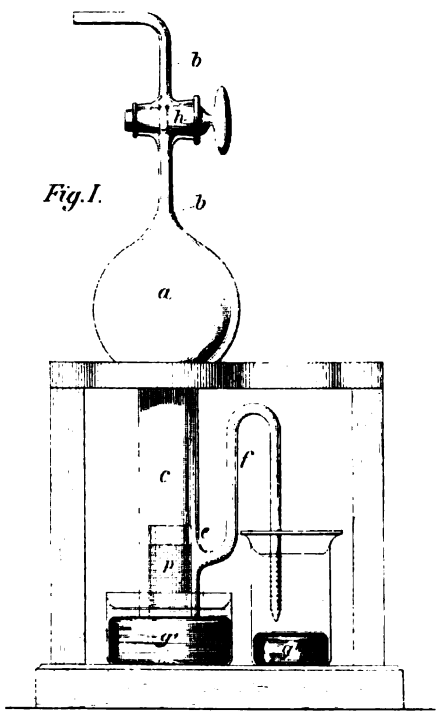




*Fig. II.*



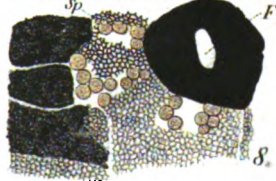
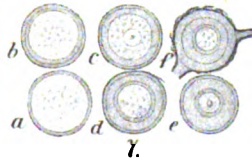
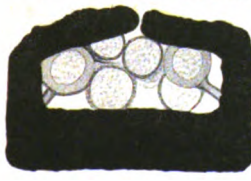
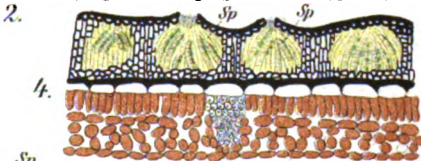
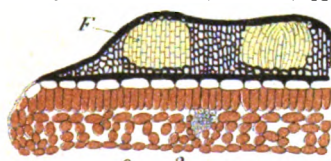
*Fig. I.*



*Ziegenbein del.*

*CLaue lith.*





J. Müller ex.

C. Lauer lith.



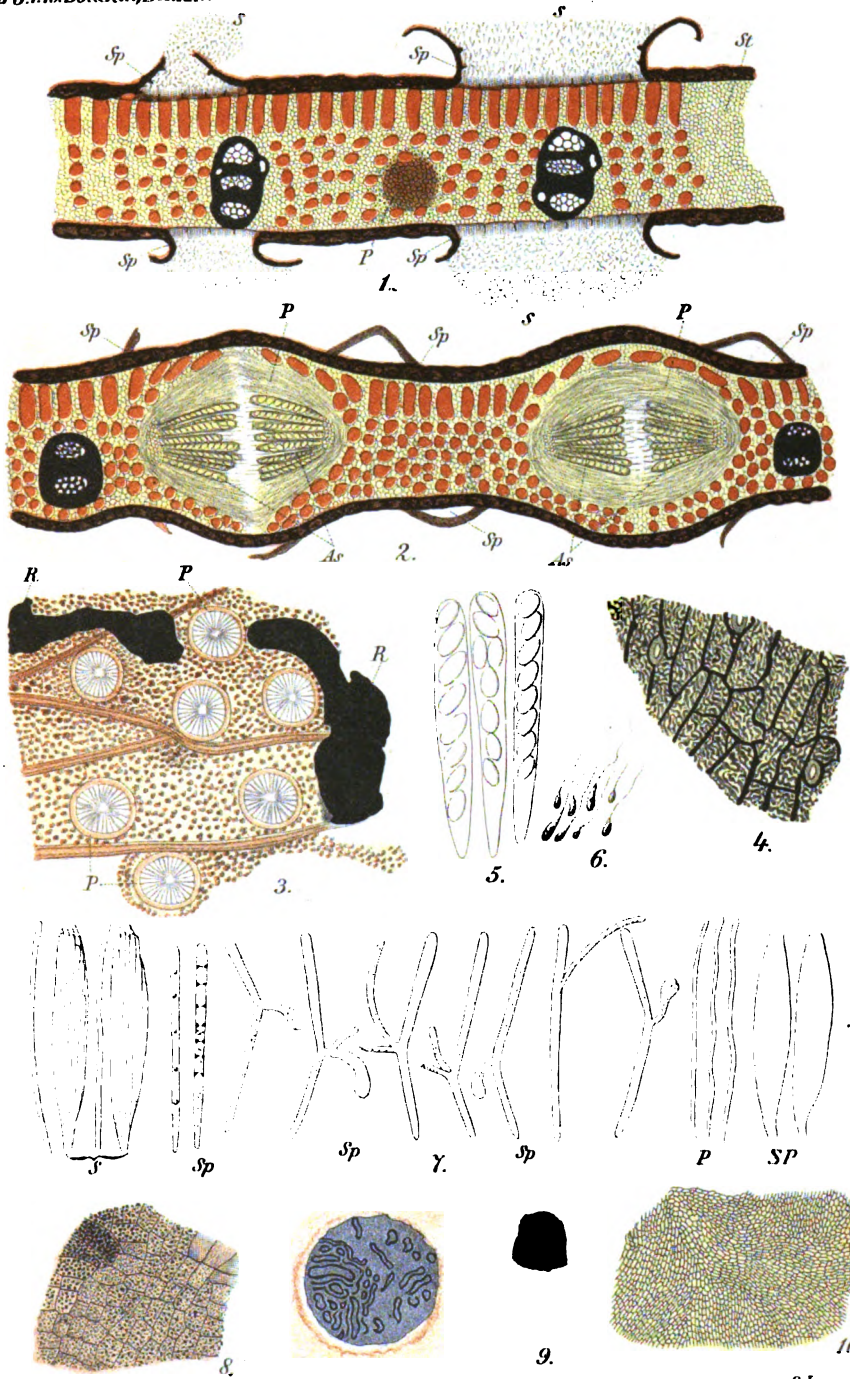




J. Müller, rex.

C. Lauer lith.





J. Müller, gex.

C. Lauer, lith.



## Inhalt des vorliegenden 4. Heftes, Band XXV.

	Seite
<b>E. Palla.</b> Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts. Mit Tafel XXIV und XXV . . . . .	511
<b>Ernst Ziegenbein.</b> Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen sowie anderer Pflanzen. Mit Tafel XXVI .	563
<b>Dr. Julius Müller.</b> Zur Kenntniss des Bunzelschorfes und der ihm ähn- lichen Pilze. Mit Tafel XXVII—XXIX . . . . .	607

## Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 und 3, Band XXV.

	Seite
<b>Anton Amm.</b> Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen. Mit Tafel I und II . . . . .	1
<b>Wilhelm Spatzler.</b> Ueber das Auftreten und die physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze. Mit Tafel III . . . . .	39
<b>Georg Kayser.</b> Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Mit Tafel IV—VII . . . . .	79
<b>Hermann Vöchting.</b> Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Mit Tafel VIII—X . . . . .	149
<b>Heinrich Walliczek.</b> Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Mit Tafel XI—XIII . . . . .	209
<b>Dr. H. Klebahn.</b> Zur Kritik einiger Algengattungen. Mit Tafel XIV .	278
<b>S. Schwendener und G. Krabbe.</b> Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe . . . . .	323
<b>A. Tschireh.</b> Ueber die Bildung von Harzen und ätherischen Oelen im Pflanzenkörper . . . . .	370
<b>Ludwig Koch.</b> Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. Mit Tafel XV—XXII . . . . .	380
<b>Dr. E. Giltay.</b> Ueber den directen Einfluss des Pollens auf Frucht- und Samenbildung. Mit Tafel XXIII . . . . .	489

Correspondenten und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntniss-  
nahme, dass meine gegenwärtige Adresse ist:

**Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.**

Im December 1893.

**Pringsheim.**

Wir sind beauftragt zu **verkaufen**:

# Pringsheim's Jahrbücher

Band I—XXIV.

completes Exemplar

und sehen Angeboten entgegen.

Berlin.

**Gebrüder Borntraeger.**

---

Verlag von GEBRÜDER BORNTRAEGER in Berlin.

## Kulturpflanzen und Haustiern

in ihrem Übergang aus Asien

nach Griechenland und Italien, sowie in das  
übrige Europa.

Historisch-linguistische Studien

von

**Victor Hehn.**

→ Sechste Auflage. ←

Neu herausgegeben von

**O. Schrader,**

Prof. an der Universität Jena

und

**A. Engler,**

ord. Prof. der Botanik an der Universität Berl.

Die Ausgabe erfolgt in ca. 12 Lieferungen à 1 Mark.

Diese neue Auflage ist die erste nach dem Hinscheiden Victor Hehn's. Der nach Form und Inhalt *klassische Text* ist völlig unverändert gelassen, dagegen sind die Ergebnisse der wissenschaftlichen Forschung der letzten 20 Jahre an den Schluss eines jeden Kapitels gesetzt.

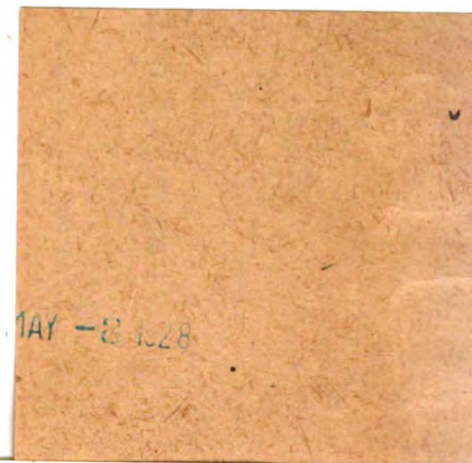












Return this book on or before the last  
date stamped below

--	--	--	--

Library Bureau Cat. no. 1174

3 204

